

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЛЕСА

А.М. Крышень

Растительные сообщества вырубок Карелии

С. 1380679



МОСКВА НАУКА

2006

Вологодская областная
универсальная
научная библиотека

В основе монографии лежат результаты исследований
по гранту РФФИ 02-04-48467-а
“Растительность вырубок Карелии”

Ответственный редактор
доктор биологических наук

В.С. Ипатов

Крышень А.М.

Растительные сообщества вырубок Карелии / А.М. Крышень ; [отв. ред. В.С. Ипатов] ; Ин-т леса КарНЦ РАН. – М. : Наука, 2006. – 262 с. – ISBN 5-02-035615-8 (в пер.).

В монографии подведены итоги многолетних исследований растительных сообществ вырубок Карелии. На основе всестороннего изучения растительных сообществ вырубок разработана их классификация, которая является частью динамической типологии таежных лесов. Проанализирована ценофлора вырубок Карелии. Значительное внимание уделено анализу структуры растительных сообществ вырубок и описана их динамика. Предложенная классификация растительных сообществ вырубок может служить основой для планирования целенаправленного и эффективного восстановления лесов.

Для ботаников, лесоводов и других специалистов, работающих в области рационального использования и восстановления ресурсов таежных экосистем.

Темплан 2007-1-228

ISBN 5-02-035615-8

© Крышень А.М., 2006

© Институт леса КарНЦ РАН, 2006

© Редакционно-издательское оформление.
Издательство “Наука”, 2006

ВВЕДЕНИЕ

Во второй половине XX века во многих странах, включая Россию, резко возросли объемы лесозаготовок, при этом широкое распространение получили концентрированные рубки. В связи с этим заметно актуализировалась проблема вырубок, снижающих качество природной среды и нарушающих естественные местообитания многих видов животных и растений, и, соответственно, проблема лесовосстановления на них. Кроме практической значимости, которая обычно не вызывает сомнения, исследования вырубок представляют интерес и для теоретической фитоценологии. Формирующиеся на начальных этапах восстановления после рубки леса сообщества очень чувствительны к воздействию внешних факторов. Динамичность процессов, происходящих на вырубках в основном под влиянием естественных факторов, делает их хорошим модельным объектом для изучения механизмов сукцессии. Технологии заготовки и восстановления леса в сочетании с изменчивыми природными факторами создают большое количество разнообразных местообитаний, делая рубку удобным объектом также для изучения отклика растительных сообществ на те или иные изменения среды. Вопросы формирования структуры растительных сообществ, их изменчивость в пространстве и во времени неизменно вызывают повышенный интерес фитоценологов во всем мире (Василевич, 1983; 1993; Brand, Parker, 1995, Diamond, 1975; Weither et al., 1998; Wilson et al., 1998; и др.). Особенно ценными в этом отношении являются многолетние наблюдения на постоянных пробных площадях, позволяющие проследить изменения видового состава сообщества, изучить взаимоотношения растений, выделить стадии сукцессии.

Столь же актуальным как в теоретическом плане, так и с практической точки зрения является вопрос классификации лесных сообществ, в том числе и сообществ вырубок. Для севера Европейской части России типология вырубок была разработана И.С. Мелеховым (1959). Он обобщил данные по связи растительного покрова вырубок с исходным типом леса, почвой, климатом,

антропогенным воздействием. Для Карелии указанная типология была уточнена В.С. Вороновой (1964а) и Н.И. Ронконен (1975). Эти классификации отражают, в основном, процессы, идущие после рубки коренных лесов. В то же время значительно отличается и требует специального изучения зарастание вырубок производных насаждений, которые характеризуются значительной примесью лиственных пород и большим видовым разнообразием напочвенного покрова.

С лесоводственной точки зрения исследования хода восстановительных смен на различных вырубках и на различных участках в пределах одного типа вырубок имеют значение для обоснования мероприятий по искусственному восстановлению или содействию естественному возобновлению хвойных пород. Предложенная классификация растительных сообществ вырубок может служить основой для целенаправленного и эффективного восстановления лесов. Исследования по видовому разнообразию растительных сообществ вырубок могут служить основой для разработки рекомендаций по сохранению биоразнообразия на территориях с интенсивным лесопользованием, что может быть особенно важным в преддверии введения добровольной лесной сертификации. Проведенные исследования также являются теоретической основой для обоснования экологически чистых методов лесовосстановления на основе использования крупномерных саженцев ели.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ БОТАНИЧЕСКИХ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ¹

Изучение растительного покрова Карелии было начато во второй половине XVIII в. в рамках общегеографических исследований И.И. Лепехина, Э. Лаксмана, В.М. Севергина, Н.Я. Озерецковского. Начало собственно ботанических исследований отмечено публикацией в 1838 г. первого для Карелии списка растений, составленного К.А. Триниусом для книги К.Ф. Бергштрессера "Опыт описания Олонецкой губернии". Первые исследования были сосредоточены, прежде всего, в районе Онежского озера. А.К. Гюнтер (1867; 1880) на основании собственных исследований, а также обобщая материалы экспедиций финских ботаников и энтомологов Нюландера, Норлина, Залберга, приводит список растений (619 видов) и характеристику растительности Обонежья. Примерно в это же время появляются и другие ботанические работы, описывающие, главным образом, территорию Приладожья. В 1913 г. в Олонецкой губернии по инициативе ее вице-губернатора А.Ф. Шидловского открылось Общество изучения Олонецкой губернии, выпускавшее журнал "Известия Общества изучения Олонецкой губернии", в котором публиковались многие работы о природе края, в т.ч. статья В. Дробова о типах леса Вытегорского уезда и о распространении лиственницы, Ф. Дингельштадта о растительности долины р. Свирь, А. Бернацкого о состоянии и ценности лесов Карельской республики и др. В 1917 г. Общество на некоторое время прекратило свою деятельность, возобновив ненадолго в июне 1923 г.

С началом строительства в 1916 г. Мурманской железной дороги начинаются комплексные исследования Карелии, связанные с хозяйственным освоением территории. В период 1914–1920 гг. в Карелии проводили исследования многие известные ботаники, среди которых В.Л. Комаров, А.П. Шенников, Ф.И. Дингель-

¹ История исследований флоры и растительности, в том числе и лесной, Карелии коротко отражена также и в работах М.Л. Раменской (1958, 1983), Ф.С. Яковлева и В.С. Вороновой (1959), М.И. Виликайнен и Р.М. Сбоевой (1978), А.В. Кравченко (1997).

штедт, К. Линкола и др. В начале 20-х гг. прошлого века в Карелии работала Олонецкая комплексная научная экспедиция Гидрологического института при участии Отдела прикладной ботаники, Главного ботанического сада, Российской академии наук под руководством Г.Ю. Верещагина. В составе экспедиции работали М.М. Ильин, В.Н. Савич, В.Н. Петров и А.В. Врублевский, выполнившие большое количество геоботанических описаний, в том числе и лесных сообществ (Виликайнен, Сбоева, 1978). В это же время выходит работа Н.Я. Овчинникова "Леса Олонецко-Мурманского края" (1923), где приводится вариант типологии карельских лесов и дается достаточно подробная для того времени их характеристика. Геоботанические исследования в районе Шуерецко-Сорокской лесной дачи проводились в 1924–1925 гг. С.Я. Соколовым, давшим подробную характеристику некоторых типов леса (Соколов, 1926). В лесозономической экспедиции АН СССР, руководимой С.Н. Недригайло, участвовал лесовод В.И. Рутковский, составивший на то время подробную типологическую схему (34 типа коренных и производных лесов) северных лесов Карелии (Рутковский, 1933), учитывающую их динамику, с подробными описаниями почв, рельефа, геологии.

В 1928–1932 гг. экспедиции по изучению колонизационных фондов Карелии проводят Главный ботанический сад (в настоящее время БИН РАН) и Географо-экономический НИИ. Общее руководство осуществляют Н.И. Кузнецов и Ю.Д. Цинзерлинг. Работу экспедиции по лесному опытному делу возглавил С.П. Усков, составивший схему типов лесов Карелии (Усков, 1930), применявшуюся при лесоустройстве, активно проводившемся в то время. В начале 1930-х гг. в составе геоботанического отряда Карело-Мурманской экспедиции АН СССР Ю.Д. Цинзерлинг, Е.А. Галкина, Н.Г. Солоневич исследуют районы южной и средней Карелии, в том числе прилегающие к Беломорско-Балтийскому каналу (Уросозеро). Леса Беломорского района (к северу и востоку от оз. Выгозеро) исследует М.И. Пряхин. По результатам исследований Ю.Д. Цинзерлингом (1934) предложено ботанико-географическое районирование Карелии.

В 1927 г. была создана Болотная станция, которая изучала не только болота, но и заболоченные леса, с целью использования их ресурсов в хозяйстве (Виликайнен, Сбоева, 1978). Тогда же при Наркомземе республики было организовано Лесное опытное дело, преобразованное затем в Карельскую лесную опытную станцию. На базе станции в 1933 г. создается Карельский филиал Института механизации и энергетики лесной промышленности, а собственно лесохозяйственное направление переводится в Карельский научно-исследовательский институт, созданный в

1931 г. Этот этап лесохозяйственных исследований связан, в основном, с изучением карельской березы, интродукцией ценных хвойных пород, лесовосстановлением. Работы проводились в тесном сотрудничестве с учеными Ленинградской лесотехнической академии. В 1937 г. была организована Сегежская лесокультурная опытная станция Беломорско-Балтийского комбината, осуществляющего строительство канала. Опытная станция занималась внедрением новых древесных пород в озеленение населенных пунктов региона, развивала лесокультурное дело (Виликайнен, Сбоева, 1978).

В 1930-е гг. на территории Приладожья проводили исследования финские ботаники и лесоводы В. Пентюнен, Е.К. Калела и Р. Каллиола (Виликайнен, Сбоева, 1978). В годы Второй мировой войны по инициативе Географического общества Финляндии был организован Исполнительный комитет по исследованию природных ресурсов Восточной Карелии; в ботанических исследованиях принимали участие 34 человека (Кравченко, Утила, 1995).

В 1940 г. в Петрозаводске открылся Карело-Финский государственный университет (с 1956 г. – Петрозаводский), а в 1946 г. была образована Карело-Финская база (позднее – Карело-Финский филиал АН СССР, в настоящее время – Карельский научный центр РАН). С этого момента ботанические и лесоводственные исследования в Карелии проводятся на постоянной и систематической основе. Значительный вклад в развитие геоботаники из карельских ученых внесли Н.И. Пьявченко (лесоведение, болотоведение), Н.И. Казимиров (лесоведение), В.Д. Лопатин (луговое ведение, болотоведение), Е.А. Галкина (болотоведение), Г.А. Елина (болотоведение, палеоботаника), В.И. Шубин (лесоведение, микосимбиотрофия) и др. В послевоенный период и до настоящего времени в исследованиях на территории Карелии участвовали и участвуют ученые Ботанического института РАН и Ленинградского (С.-Петербургского) университета в том числе А.А. Ниценко, Т.К. Юрковская, В.С. Ипатов и др. Вклад в ботаническую науку в целом, и в геоботанику в частности, который трудно переоценить, внесла М.Л. Раменская, работавшая в Карельском филиале АН СССР с 1946 по 1963 гг. За 17 лет ею была изучена практически вся территория Карелии. Во время экспедиций сделаны сотни геоботанических описаний, собран огромный гербарный материал, послужившие основой для монографии “Луговая растительность Карелии” (Раменская, 1958) и “Определителя высших растений Карелии” (Раменская, 1960). В 1982 г. вышел “Определитель высших растений Мурманской области и Карелии” (Раменская, Андреева, 1982), годом позже – “Анализ флоры Мурманской области и Карелии” (Раменская, 1983), явля-

ющиеся и до настоящего времени актуальными и достаточно полными сводками по флоре Карелии. М.Л. Раменская уделяла большое внимание вопросам лесовосстановления, вместе с В.И. Шубиным ею подготовлено районирование территории Карелия в связи с вопросами лесовосстановления (Раменская, Шубин, 1975), основанное на разработанной ею типологии ландшафтов (Раменская, 1964, 1965, 1975).

Началом применения сплошнолесосечных рубок на Севере России принято считать 1892 г. (Львов, Панов, 1960). Однако широкое применение концентрированные вырубki на севере европейской части России получили только в 30-е гг. XX столетия (Мелехов, 1954а, Ларин, Паутов, 1989). Именно к этому периоду относятся первые достаточно серьезные публикации по результатам исследований на вырубках (Ткаченко, 1931; Тимофеев, 1936; Декатов, 1936; Кондратьев, 1939; и др.). Более ранние редкие работы носили описательный и не систематический характер, хотя вопросы лесовосстановления на сплошных рубках рассматривались на заседаниях Лесного общества в Петрограде еще в начале XX века (Журналы ..., 1916), а история первых научных трудов о посеве и выращивании леса ведет свое начало с Петровских времен (Писаренко, Мерзленко, 1990). Большую роль в развитии лесоводственной науки, в том числе и вопросов лесоразведения, сыграли образование в 1803 г. Лесного института (ныне Санкт-Петербургской лесотехнической академии) и организации в 1833 г. издания Лесного журнала. Публикации XIX в. по лесоразведению касались, в основном, степной и лесостепной зон. Таежные леса, хотя и вырубались в больших объемах из-за развития промышленного производства в регионе, искусственно не восстанавливались, за исключением единичных случаев (Ларин и др., 1974), потому исследований здесь фактически не было.

После Великой Отечественной войны для восстановления хозяйства требовались большие объемы древесины; ее интенсивная заготовка велась на Севере европейской части СССР, в том числе и в Карелии. Исследования вырубok наиболее активно проводились в Архангельской области под руководством И.С. Мелехова и на Урале (Зубарева, 1960; и др.) в связи с разработкой под руководством Б.П. Колесникова динамической типологии лесов.

На территории Карелии до образования Карело-Финской базы (позднее филиала) АН СССР исследованием вырубok занимались экспедиции ВНИИЛХа (рук. А.Б. Давыдов) и Лесотехнической академии (рук. М.Е. Ткаченко), которые, в основном, изучали естественное возобновление на концентрированных вырубках. В 1932–1933 гг. проводила работу Карельская экспедиция Центрального научно-исследовательского института лесного хозяйства.

Ее задачей было исследование процессов лесозаготовки и лесовозобновления (Виликайнен, Сбоева, 1978). В дальнейшем в исследовании вырубок так же преобладало лесохозяйственное направление. Сотрудниками Института леса Карельского НЦ, Петрозаводской ЛОС ЛенНИИЛХа исследовался рост культур хвойных пород, разрабатывались методы искусственного возобновления и агротехнических уходов за посевами и посадками хвойных пород (Кищенко, 1960; Казимиров, 1961; Попов и др., 1961; Синькевич, Шубин, 1969; и др.). Первой систематизацией части растительных сообществ вырубок Карелии можно считать классификацию лугов Карелии М.Л. Раменской (1958). Отмечая специфику сообществ вырубок, она включала некоторые из сообществ вырубок в свою классификационную схему лугов. Для Карелии типология вырубок, разработанная И.С. Мелеховым (1959), была переработана В.С. Вороновой (1962, 1964). Логическое завершение типология вырубок Карелии приобрела в работах Н.И. Ронконен (1975), которые проводились под руководством В.И. Шубина и М.Л. Раменской. Они ставили своей задачей создать систему, привязанную к ландшафтам, и обобщить знания по естественному заращиванию вырубок и опыт лесокультурных работ. Был также разработан вариант геоботанического районирования Карелии (Раменская, Шубин, 1975) с указанием целесообразных лесовосстановительных мероприятий.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ КАРЕЛИИ

Исследования геоботанических объектов должны включать анализ элементов географических систем, которые оказывают прямое или косвенное воздействие на растительный покров (Сочава, 1979). В данной главе очень кратко описываются физико-географические условия региона и растительность, а также анализируются существующие версии ботанико-географического районирования территории Карелии.

Республика Карелия находится на северо-западе Европейской части Российской Федерации, ее территория вытянута с севера на юг (от 66°40' до 60°40' с. ш.), достигая протяженности в 660 км. С запада на восток протяженность на широте г. Кеми составляет 424 км.

По данным государственного учета земель на 1 января 2003 г. площадь Республики Карелия составляет 18 052,0 тыс. га с учетом акваторий заливов Белого моря, Ладожского и Онежского озер (Государственный ..., 2003).

2.1. КЛИМАТ¹

Карелия относится к атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса. Климат Карелии характеризуется как умеренно-холодный, переходный от морского к континентальному, с прохладным летом, длинной сравнительно теплой осенью, довольно мягкой зимой и поздней холодной весной. Характерно частое поступление теплых воздушных масс из Атлантического океана, в значительной степени сказывается и вторжение воздушных масс из Арктики; смена их происходит в результате интенсивной циклонической деятельности, которая приводит к развитию облачности во все сезоны года.

Территория Карелии получает сравнительно мало солнечного тепла. Годовой приход прямой солнечной радиации на горизон-

¹ (по: Карельская ... 1986; Разнообразие..., 2003).

тальную поверхность при ясном небе (возможный приход) составляет от 90 ккал/см² на севере до 110 ккал/см² на юге. Годовые суммы рассеянной радиации при ясном небе составляют соответственно 23 и 27 ккал/см². Недостаток солнечной радиации несколько компенсируется летом за счет увеличения светлого времени суток во время белых ночей: самый длительный день на 67° с. ш. длится 24 часа, на широте Петрозаводска – 20 часов.

Среднегодовая температура воздуха на территории Карелии изменяется от 0 °С на севере до 3 °С на юге. Самый холодный месяц – январь (–12–13 °С в северной части, –9–10 °С – в южной). Самым теплым месяцем является июль (14–15 °С на севере и 16–17 °С на всей остальной территории). Переход среднесуточных значений температуры воздуха через 0 °С (наступление весны) происходит на севере в конце апреля, на юге – 10–15 апреля. Весной часты возвраты холодов, возможно кратковременное установление снежного покрова. Вся территория освобождается от снега к концу апреля, но в отдельные годы в северных районах снежный покров может сохраняться до третьей декады мая. Лето (устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через +10 °С) наступает в конце мая на юге и в середине июня на севере. Средняя продолжительность летнего сезона – 2,5–3,5 месяца.

Территория Карелии относится к зоне избыточного увлажнения: в среднем за год здесь выпадает 550–750 мм осадков. Годовое количество их увеличивается с севера на юг, но распределение по территории неравномерно. В районах, прилегающих к крупным водоемам, а также на подветренных склонах осадков выпадает меньше, а перед возвышенностями – примерно на 10% больше. В отдельные годы количество осадков сильно отличается от средних значений: от 350 мм в сухие годы до 900 – в более влажные. Максимальное количество осадков обычно выпадает в августе, а минимальное – в марте.

Относительная влажность воздуха в среднем за год довольно высокая (78–84%). Число дней с влажностью в течение суток более 80% составляет в среднем 150–180 дней, с влажностью менее 30% – всего 3–9 дней.

2.2. ГЕОЛОГИЯ И РЕЛЬЕФ²

Вся территория Карелии, за исключением небольшого участка на самом юго-востоке, является частью Фенно-Скандинавского (Балтийского) кристаллического щита. Современный рельеф

² (по: Бискэ, 1959; Карельская ..., 1986; Лукашов, Демидов, 2001; Разнообразие..., 2003).

территории создавался в течение всей геологической истории Балтийского кристаллического щита докембрийских кристаллических пород. Эти породы (главным образом кислые граниты и гнейсы архейского, реже протерозойского возраста) характеризуются неглубоким залеганием и довольно частыми выходами на поверхность. Наиболее важным этапом геологического развития территории для понимания закономерностей формирования растительного покрова является четвертичный период. Основной его чертой были чередования ледниковых и межледниковых периодов, создающих особую структуру отложений. Морена последнего – Валдайского оледенения покрывает значительную часть территории Карелии. Представлена она преимущественно валунными песками и супесями, на юге распространены также суглинки.

Современный рельеф территории Карелии формировался в течение всей истории Балтийского кристаллического щита. Отражением древних геологических структур являются возвышенности (200 м и более), к которым относятся: Западно-Карельская возвышенность, являющаяся отрогом водораздельного хребта Маанселька и располагающаяся у границы с Финляндией; кряж Ветреный Пояс (восточные отроги, самая высокая точка 245 м) у границы с Архангельской областью; Олонецкая возвышенность с примыкающей к берегу Онежского озера Шокшинской грядой (самая высокая точка 313 м). На территории Карелии находится и северо-восточная часть Андомской возвышенности (средняя высота карельской части – 140–160 м над уровнем моря). Наивысшие точки Карелии находятся на северо-западе (хребет Маанселька, г. Нуорунен, 576 м).

Для Карелии характерна также мелкая расчлененность рельефа, когда возвышенности и гряды, довольно длинные и узкие, тянущиеся преимущественно с северо-запада на юго-восток, совпадая с направлением тектонических трещин и разломов и движения ледника, часто чередуются с понижениями и долинами, создавая полосчатый облик: так называемый сельговый или карельский рельеф.

Наряду с высотами характерны и обширные низинные пространства, особенно вблизи крупных водоемов, которые также отражают геологические структуры, представляющие депрессии в фундаменте. Наиболее значительны по площади Прибеломорская, Приладожская и Прионежская низменные равнины. Характер поверхностей их относительно одинаков: абсолютные отметки не превышают 100 м и закономерно уменьшаются в сторону водоемов, близ которых наблюдаются террасовые уступы, береговые валы и дюны. Это особенно хорошо наблюдается в районе

восточных побережий Ладожского и Онежского озер. В пределах развития равнин породы фундамента перекрыты сравнительно мощным слоем четвертичных отложений и редко выходят на поверхность.

2.3. ГИДРОГРАФИЯ³

Территория Карелии лежит на Беломорско-Балтийском водоразделе между крупными базисами эрозии – Белым морем, Ладожским и Онежским озерами и в гидрографическом отношении относится к бассейнам Белого (57%) и Балтийского (43%) морей. Сток поверхностных вод с территории Карелии поступает в Белое море (55%), в Онежское (25%) и Ладожское озера (20%) (Государственный ..., 2004).

Главными особенностями, определившими специфику гидрографической сети Карелии, являются геологическая молодость сети, неглубокое залегание кристаллических пород и малая мощность рыхлых четвертичных отложений, наличие множества заполненных водой тектонических нарушений, чрезвычайно расчлененный рельеф ледникового происхождения, сравнительное обилие атмосферных осадков при низком испарении, близость главного водораздела к базисам эрозии.

Общее число рек составляет 26 700. Суммарная их протяженность – 83 тыс. км Преобладают водотоки длиной менее 10 км (95%). Только 30 рек имеют длину более 100 км и относятся к классу средних. Площадь водосбора у большинства рек также мала. Лишь 366 водных систем имеют бассейны площадью более 100 км², в том числе 51 система с водосбором, превышающим 1000, и 5 систем – 10 000 км² (реки Кемь, Выг, Ковда, Водла, Шуя).

Основными структурными элементами гидрографической сети Карелии являются озера и водохранилища. В Карелии насчитывается более 61 000 озер суммарной площадью около 18 тыс. км². Кроме того, в пределах республики находится около 50% акватории Ладожского и 80% – Онежского озер, являющихся крупнейшими пресноводными водоемами Европы. Озерность территории является одной из самых высоких в мире и составляет 21%. Доминируют озера площадью менее 1 км². Более значительные размеры имеют только 2% от общего числа, из которых лишь 20 превышают 100 км². В группе малых водоемов преобладают озера, не имеющие видимого стока (“бессточные”), которые представлены в основном лесными и болотными озерками (ламбами).

³ (по: Карельская .., 1986).

2.4. ПОЧВЫ⁴

Все перечисленные выше факторы (особенности климата, рельефа и гидрологии), а также своеобразие и изменчивость почвообразующих пород определили сложное строение и мелкоконтурность почвенного покрова. На территории Карелии выделяют две почвенные подзоны: северную и южную, практически совпадающие с подзонами средней и северной тайги и значительно отличающиеся по структуре почвенного покрова (табл. 1.).

В северотаежной подзоне почвообразование характеризуется замедленностью биологического круговорота веществ, подавленностью микробиологических процессов и, как следствие, накоплением на поверхности почвы мощной лесной подстилки. Здесь широко распространены торфяные болотные, болотно-подзолистые почвы и глееземы. Заболоченные почвы занимают более 20% территории. В некоторых ландшафтах (Прибеломорская низменность, обширные озерные равнины у озер Топозеро, Пяозеро и др.) торфяные болотные и торфяные глеевые почвы занимают до 70–75% площади. Они имеют сильноокислую реакцию и значительно переувлажнены.

На крайнем северо-западе Карелии, в области развития низкорного рельефа, выражена вертикальная поясность почвенного покрова. На безлесных вершинах гор развиты горно-тундровые почвы, которые на склонах сменяются горными иллювиально-гумусовыми подзолами под северотаежными лесами и предтундровыми редколесьями. В депрессиях рельефа развиты торфяные и торфяно-глеевые почвы.

На островах и побережье Белого моря распространены аллювиальные маршевые почвы, сформировавшиеся на позднеледниковых и современных морских глинах и суглинках. Эти почвы отличаются высоким содержанием органического вещества, низкой кислотностью и засоленностью.

Более благоприятные биоклиматические условия средней тайги способствуют усилению биологического круговорота веществ и более интенсивному процессу выветривания и почвообразования. В составе перегнойных веществ значительно увеличивается содержание гуминовых кислот, которые вместе с железом и кальцием закрепляются в верхней части почвенного профиля. Под лесной подстилкой формируются перегнойно-аккумулятивные горизонты, характеризующиеся накоплением гумуса и поглощенных оснований. Этот процесс наиболее выражен на тяжелых и на богатых по минералогическому составу основных породах.

⁴ (по Карельская ..., 1986; Морозова, 1991, 2001).

Таблица 1

**Распределение типов почв в северо- и среднетаежной
подзонах Карелии (по: Морозова, 2001)**

Почвы	Северотаежная подзона		Среднетаежная подзона		Всего	
	тыс. га	%	тыс. га	%	тыс. га	%
Подзолистые	5269,4	57,9	3878,1	65,4	9147,5	60,8
Болотно-подзолистые	1794,7	19,6	860,5	14,5	2655,2	17,7
Болотные	1907,8	21,0	1056,1	17,8	2963,9	19,7
В т.ч. болотные верховые	1276,9	14,0	350,1	5,9	1627,0	10,8
болотные переходные	585,7	6,5	643,6	10,8	1229,3	8,2
болотные низинные	44,1	0,5	45,3	0,8	89,4	0,6
болотные освоенные	1,1	0,01	17,1	0,3	18,2	0,1
Буроземные	—	—	136,4	2,3	136,4	0,9
Аллювиальные маршевые	52,2	0,6	—	—	52,2	0,3
Аллювиальные	0,3	сл.	0,4	сл.	0,7	ел.
Горно-тундровые	69,6	0,8	—	—	69,6	0,5
Горные подзолы	7,6	0,1	—	—	7,6	0,05
иллювиально-гумусовые						
Всего:	9101,6	100	5929,8	100	15031,3	100

Среднетаежная подзона также характеризуется широким распространением болотных почв, но все же значительно меньшим, чем в северной тайге. Наряду с болотными верховыми почвами распространены и торфяные почвы переходных и низинных болот, образующиеся в условиях более богатого минерального питания.

Значительным своеобразием почвенного покрова отличается северо-западное Приладожье. Более теплый и мягкий климат этой части Карелии, подверженной влиянию Балтийского моря и Ладожского озера, придает особые черты местному почвообразовательному процессу. Большая часть распространенных здесь почв имеет явные черты буроземного процесса почвообразования.

В Заонежье и в районе северо-западного Прионежья широко распространены дерновые шунгитовые почвы, развитые на элювии шунгитовых сланцев и основных пород. Эти почвы обладают высоким естественным плодородием, они богаты основаниями, имеют слабокислую и близкую к нейтральной реакцию. Содержание гумуса в них доходит до 4–7% и выше. Шунгитовые почвы богаты микроэлементами: медью, цинком, селеном, кобальтом, йодом и другими.

На озерно-ледниковых ленточных глинах и суглинках (Олонечская равнина, Ладвинская и Шуйская низины, северо-западное Приладожье) развиты подзолистые и дерново-подзолистые глеевые и глееватые почвы. При ухудшении водного режима на этих породах формируются торфяно- и торфянисто-глеевые почвы и глееземы торфяные болотные. Почвы этих равнин в основном освоены.

Значительно отличается крайняя юго-восточная часть Карелии, лежащая за пределами Балтийского щита. Этот район имеет более спокойный сглаженно-холмистый рельеф и сложен тяжелосуглинистой слабозавалуненной мореной, местами перекрытой безвалунными сортированными суглинками. В почвенном покрове здесь преобладают подзолистые почвы, часто с хорошо выраженным перегнойно-аккумулятивным горизонтом, а также почвы дерново-подзолистые.

2.5. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Территория Карелии целиком располагается в таежной зоне, пересекая две подзоны: северную и среднюю, а по мнению Т.К. Юрковской (1993), и южную. Климатические факторы, и главным образом умеренная температура и избыточное увлажнение определяют зональную растительность – хвойные леса. Интразональная растительность, представленная достаточно широко распространенными в Карелии болотами, определяется рельефом и гидрологией региона. Азональная растительность представлена лугами и скальными сообществами, а экстразональная – горными и островными тундрами и редколесьями.

2.5.1. Леса

Лесами покрыто 9864,8 тыс. га или 54,6% общей территории Республики Карелия (Государственный..., 2004). Господствуют хвойные леса и их производные; основными лесообразующими породами являются сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. x fennica* Regel.), березы (*Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth.), осины (*Populus tremula* L.) и ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench). Кроме этого, на юго-востоке и на некоторых островах Белого моря в составе древостоя встречается лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.), в Приладожье, Вепсской волости и в Заонежье произрастают (в основном в подлеске) неморальные виды: клен (*Acer platanoides* L.), вяз (*Ulmus glabra* Huds.) и липа (*Tilia cordata* L.). Ольха клейкая (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) заходит даже в северотаежную подзону.

Сосновые леса в среднем по республике занимают 63,8% лесопокрытой площади, еловые – 25,2%; на долю березняков приходится 10,1%, осинников и ольшанников – менее 1%.

Интенсивная лесозексплуатация привела к тому, что в современных карельских лесах преобладают молодняки – 40,6% от площади хвойных лесов, средневозрастные занимают – 19,4%, приспевающие – 7,4%, спелые и перестойные леса – 32,6% (Лесные ..., 2003). При этом на юге Карелии происходит смена хвойных пород лиственными.

Типологическая характеристика лесов Карелии будет подробно изложена в гл. 6.

2.5.2. Болота⁵

Болотами в Карелии покрыто 3528,7 тыс. га или 19,6% территории (Государственный ..., 2004), распространены они неравномерно: наиболее заболочены Прибеломорская низменность и Олонецкая равнина (70–80%), наименее – возвышенности Западно-Карельская и Маанселька (5–15%). Столь высокая степень заболоченности обусловлена процессами, происходившими в последнеледниковые вследствие изменения климата и близкого залегания водоупорного горизонта (Елина и др., 1984). Большинство болот образовалось после спуска многочисленных приледниковых и послеледниковых озер.

Болотная растительность, рассматриваемая многими как интразональная, в Карелии хорошо подчиняется законам широтной зональности: среди верховых и аапа болот различаются северо-, средне-, южнокарельские (Юрковская, 1980, 1993). В целом по Карелии выделено семь укрупненных типов болот (Елина и др., 1984):

- печеночно-лишайниково-сфагновые грядово-озерковые дистрофные (южноприбеломорские) занимают в целом по Карелии 12,8% от общей площади болот;
- сфагновые грядово-мочажинные олиготрофные (северо- и среднекарельские, печорско-онежские) – 20,2% от общей площади болот;
- сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые и кустарничково-сфагновые олиготрофные и мезоолиготрофные – 9,6%;
- травяно-сфагновые мезотрофные и кустарничково-осоково-сфагновые, облесенные сосной и березой, мезотрофные – 28,8%;

⁵ По Юрковская, 1993; Елина и др. 1984

- травяно-сфагново-гипновые грядово-мочажинные и грядово-озерковые евтрофно-мезотрофные (карельские кольцевые аапа болота) – самый распространенный тип – 26% болотных площадей;
- травяные и травяно-гипновые евтрофные – 1%;
- лесные евтрофные и мезотрофные – 1,6%.

Обобщая материалы по экологии и флоре болот, О.Л. Кузнецов разработал достаточно подробную тополого-экологическую классификацию растительности болот Карелии (Разнообразие ..., 2003).

2.5.3. Луга

Твердостью коренных пород, относительной молодостью речной сети и вытекающей отсюда неразвитостью речных долин (береговые склоны часто подходят к руслу) объясняется почти полное отсутствие в Карелии хорошо развитых незаболоченных пойменных лугов. Луговая растительность в целом в Карелии занимает не более 1% территории (Разнообразие ..., 2003). Наиболее полной ее характеристикой является монография М.Л. Раменской (1958), в которой приводится подробная типология лугов и их характеристика. М.Л. Раменская выделила 25 луговых формаций, объединенных в 6 групп по признакам увлажнения и трофности: пустошные луга в крайнем своем выражении, пустошные и оксилофильные незаболоченные луга, гидрофильные заболоченные прибрежно-водные, оксило-гидрофильные заболоченные луга избыточно-переменного увлажнения, типично оксилофильные заболоченные мелкоосоковые луга, болотные луга. Соединив доминантную классификацию лугов М.Л. Раменской со скандинавской эколого-доминантной, С.Р. Знаменский (Разнообразие ..., 2003) выделяет 5 групп формаций (типов лугов):

- суходольные луга занимают по площади более 80% всех лугов Карелии и включают в себя формации крупных злаков (*Phleum pretense* L., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis tenuis* Sibth. и др.), сеянные луга, луга с доминированием *Festuca ovina* L. (М.Л. Раменская относила их к пустошам);
- пустошные луга объединяют луговые сообщества на олиготрофных почвах, где доминируют, как правило, *Nardus stricta* L. и *Avenella flexuosa* (L.) Drej., сюда же автор относит и кустарничковые северотаежные сообщества, образующиеся на вырубках;
- влажные и сырые луга – обширная группа формаций от практически суходольных с доминированием *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. до сообществ *Molinia caerulea* и *Filipendula*

ulmaria (L.) Maxim. и далее до заболоченных лугов (*Carex acuta* и *Equisetum fluvatile*);

- гигрофитная растительность включает сообщества *Typha angustifolia* (L.), *Equisetum fluvatile*, *Scirpus lacustris* L. и даже *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., и, по сути, не является луговой;
- приморские луга – тип естественной луговой растительности с доминированием галофитов – распространены по побережью Белого моря полосой, ширина которой составляет 20–40 м, в отдельных местах – до 1,5 км

2.5.4. Водная растительность⁶

Водная растительность, несмотря на обилие озер и рек, небогата и по флористическому составу, и по обилию. Причина бедности – олиготрофность абсолютного большинства водоемов. Широко распространены по всей территории прибрежно-водные заросли *Phragmites australis*, несколько реже встречается *Equisetum fluvatile*, *Hippuris vulgaris* L. Довольно часто (по мелководьям озер с иловато-песчаным дном) встречаются *Lobelia dortmanna* L., *Subularia aquatica* L., реже – *Isoetes lacustris* L. и *I. setacea* Lam. В мелководьях ручьев и мелких озер встречаются *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Callitriche palustris* L. em. Druce, в более глубоких водах – *Potamogeton alpinus* Balb., *P. perfoliatus* L., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Batrachium peltatum* (Schränk) C. Presl, *Myriophyllum alterniflorum* DC.

В подзоне средней тайги обширные заросли образуют *Potamogeton gramineus* L. и *P. natans* L.

В прибрежной части Белого моря встречаются заросли *Zostera marina* L.. На Белом море широко распространены и имеют промысловое значение скопления бурых водорослей.

2.5.5. Растительность скал и осыпей

Кроме перечисленных выше типов растительности необходимо отметить распространенные в Карелии и придающие ей специфический облик небольшие по площади, но довольно частые выходы на поверхность коренных пород. На скалах формируются специфические лесные сообщества – низкорослые сосняки и ельники с преобладанием в напочвенном покрове лишайников или кустарничков. Скалы основного и ультраосновного состава являются местообитанием многих редких видов растений, среди

⁶ по Раменская, 1983; Юрковская, 1993.

которых *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Asplenium trichomanes* L., *Saxifraga nivalis* L., *Cotoneaster melanocarpus* Blytt и др.

2.5.6. Экстразональная растительность

Тундрообразные сообщества распространены на островах Белого моря вплоть до южного побережья Онежского залива. Вороничники сформировались в условиях очень высокой влажности воздуха, постоянных ветров и низких температур. В составе беломорских вороничников, помимо *Empetrum hermaphroditum*, обычны *Arctous alpina* (L.) Niedz., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L., *R. chamaemorus* L., *Linnaea borealis* L., а также произрастают стланниковые формы *Betula czerepanovii* Orlova и *Juniperus sibirica* Burgsd. А.В. Кравченко (1999) отмечает, что в Прибеломорье преобладают кустарничково-вороничные и кустарничково-лишайниковые тундры, почти всегда сочетающиеся с открытыми скалами и многочисленными микроболотцами олиго- и мезоолиготрофного ряда. На острове Немецкий Кузов (в наиболее южной точке во всей Фенноскандии) он описал вертикальную поясность с гольцовыми и подгольцовыми сообществами и характерными для них видами *Carex bigelowii* (Schwein), *Juncus trifidus* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.

В Северо-западном горном Карельском геоботаническом округе на самых высоких вершинах встречаются горные тундры с доминированием *Empetrum hermaphroditum* и *Arctous alpina*, а также лишайника *Cetraria nivalis*. Под ними распространены березовые криволесья и березовые и березово-еловые редколесья с *Betula tortuosa* Ledeb.

2 5.7. Синантропная растительность

Синантропная растительность Карелии развивается на сельскохозяйственных площадях, в населенных пунктах, по дорогам, карьерам, на промышленных площадках. Сельхозугодья, включая пашни, кормовые угодья, сады в целом занимают в Карелии 231,7 тыс. га (1,2%); дороги – 88 тыс. га (0,5%), земли поселений – 74,1 тыс. га (0,4%) (Государственный..., 2004). Территория, где развивается растительность, находящаяся под постоянным контролем человека, не превышает 3% от общей территории Республики Карелия. Синантропная растительность Карелии остается до сих пор мало изученной. Имеются отдельные работы по сорной растительности сельскохозяйственных полей (Ульянова и др., 1987), лесных питомников (Крышень, 1990), растительности карьеров и

отвалов (Кузьмин, Стрелкова, 1983; Начальные ..., 1999). В последнее время активно ведутся исследования флоры и растительности городов Карелии (Антипина, 2002; Кравченко и др., 2003; Рудковская, 2003; Тимофеева и др., 2003; и др.). Поскольку синантропная растительность формируется под воздействием (не всегда целенаправленным) и постоянным контролем человека, в ней нет ярко выраженных географических черт. Виды, слагающие такие сообщества, имеют широкие экологический, фитоценотический и географический ареалы – сорные и рудеральные, или наоборот очень узкие – культурные виды и сорта, но в этом случае они не могут существовать без поддержки человека.

2.6. БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ

К настоящему времени разработано достаточно много вариантов природного районирования территории Карелии, в том числе геоботаническое (Цинзерлинг, 1934; Раменская, Шубин, 1975; Геоботаническое..., 1989; Юрковская, 1993), а также, как частный случай геоботанического районирования, – лесотипологическое (Яковлев, Воронова, 1959), лесорастительное (Федорец и др., 2000), выделены луговые (Раменская, 1958) и болотные (Юрковская, 1971; Елина и др., 1984) районы; составлена карта географических ландшафтов Карелии, и разрабатывается целый ряд районирований на ее основе (Громцев, Коломыцев, 1998; Громцев, 2000).

В конце прошлого века финским ботаником Й. Норрлином (J. Norrlin) было проведено биогеографическое районирование Восточной Фенноскандии (см., например, Mela, Cajander, 1906), которое широко используется скандинавскими натуралистами в обобщающих флористических и фаунистических работах вплоть до настоящего времени (Red Data Book..., 1998; Retkeilykasvio, 1998; и др.). Следует также отметить, что до сих пор в финской ботанической литературе все ссылки на образцы, собранные на территории Восточной Фенноскандии, делаются с указанием этих биогеографических провинций. Схема флористического районирования Карелии, разработанная позднее М.Л. Раменской (1960, 1983), в значительной мере соответствовала схеме скандинавских биогеографических провинций (рис. 1). Пудожский флористический район, выделенный М.Л. Раменской (1960, 1983), но отсутствующий в скандинавской схеме, так как лежит уже за пределами Фенноскандии, позже был обозначен как *Karelia pudogensis* с аббревиатурой Кр (Кравченко, Кузнецов, 1995). Восточная и южная части Кр находятся в соседних Архангельской и Вологодской

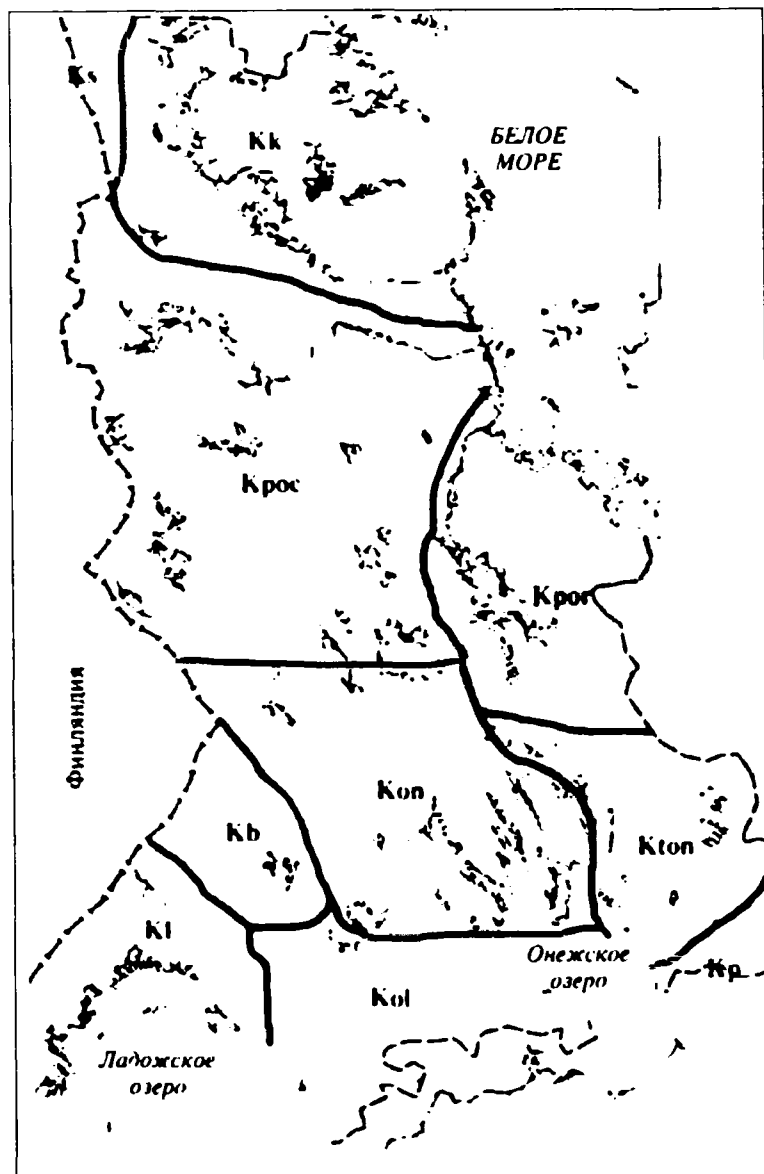


Рис. 1. Схема биогеографических провинций и соответствующих им флористических районов

Ks – Regio Kuusamo – Имандровский (юго-западный подрайон); Kk – Karelia keretina – Топозерский; Kpoc – Karelia pomorica occidentalis – Кемский; Kpoc – Karelia pomorica orientalis – Выгозерский; Kон – Karelia onegensis – Заонежский; Kтон – Karelia transonegensis – Бодлозерский; Kб – Karelia borealis – Суоярвский; Kl – Karelia ladogensis – Приладожский; Kоl – Karelia olonetsensis – Олонецкий; Kр – Karelia rudogensis – Пудожский.

областях, по-видимому, он составляет единое целое с Вытегорско-Андомским флористическим районом Вологодской области (Орлова, 1993) в составе выделенного В.А. Бубыревой (1992) Сухонского флористического округа Сухонской подпровинции (Кравченко, Кузнецов, 2001).

Протяженность территории Карелии с севера на юг обусловила достаточно четко выраженную широтную зональность. Традиционно на территории Карелии выделяют северную и среднюю подзоны тайги, а Т.К. Юрковская (1993) выделяет участок южной тайги в пределах Приладожского геоботанического округа. Чаще всего при определении различий подзон говорят о производительности (бонитете) местообитаний. Ю.Д. Цинзерлинг (1931) указал “вторичные” признаки, которые достаточно четко характеризуют географическую изменчивость лесных сообществ. В северной тайге в напочвенном покрове обильны багульник и водяника (можно добавить и голубику), которые в средней тайге смещаются на болота. Южнотаежные леса отличаются присутствием в подлеске и в составе древостоя широколиственных пород (липа, клен, вяз), которые в средней тайге встречаются редко и не играют заметной роли в сложении сообщества. Наши исследования (Гнатюк, Крышень, 2001) пространственной дифференциации флоры подтвердили наличие ботанико-географического рубежа, соответствующего границе подзон средней и северной тайги. При этом мы отмечали, что восточнее озера Сегозеро граница проводится достаточно четко, а западнее мы предложили вслед за Т.К. Юрковской и И.И. Паянской-Гвоздевой (1993) выделить буферную зону или соответствующий ей флористический район, простирающийся вдоль границы на север до оз. Тулос, а на юг – до южной границы биогеографической провинции Kb. Отмечу также, что Ю.Д. Цинзерлинг (1934) проводил границу подзон северной и средней тайги фактически по водоразделу Балтийского и Белого морей и в западной Карелии – значительно севернее принятой в настоящее время, выводя ее к современным границам Костомукшского заповедника. В геоботаническом районировании СССР (1947) эта граница уже проходит в принятом в настоящее время варианте, такие изменения, были, возможно, связаны с переносом государственной границы СССР и Финляндии. Информация с новых территорий помогла уточнить границу подзон, но более вероятно, что “неустойчивое положение” границы подзон в западной ее части указывает на пестроту растительного покрова территории. В Финляндии вопрос широтного деления бореальной (таежной) зоны разработан достаточно хорошо (Jalas, 1965; Ahti et al., 1968; Hamet-Ahti, 1981). Финские исследователи не ограничились своей территорией и поэтому интересно просле-

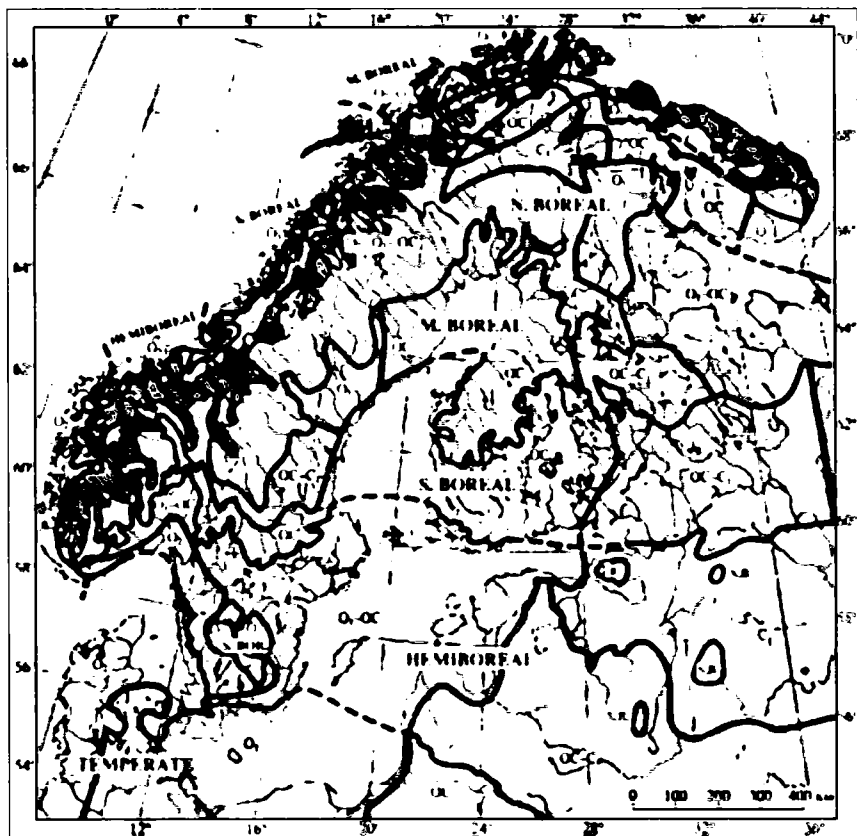


Рис. 2. Растительные зоны северо-восточной Европы (по Ahti et al., 1968)

N. BOREAL (northern boreal) – северно-бореальная; M. BOREAL (middle boreal) – средне-бореальная; S. BOREAL (south boreal) – южно-бореальная; HEMIBOREAL – гемибореальная; TEMPERATE – умеренная

дить соотношение подзон в трактовке финской и советской геоботанических школ. Т. Ахти с коллегами (Т. Ahti et al., 1968) выделяют гемибореальную (hemiboreal), южно-бореальную (south boreal), средне-бореальную (middle boreal) и северно-бореальную (northern boreal) зоны (рис. 2). В целом гемибореальная зона соответствует южной тайге, южно-бореальная – средней тайге, средне- и северно-бореальная – северной тайге. На территории Карелии практически совпадают границы подзон южной и средней (по Геоботаническое ..., 1989) и средней и северной подзон. Т.К. Юрковская (1993, см. также Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993), как уже отмечалось, включает в южную подзону тайги Приладожский геоботанический округ на основании анализа растительности вдоль российско-финской границы. Косвенно подтвержда-

ет справедливость отнесения части Карелии к южной тайге А.А. Ниценко (1958), отодвинувший границу южной тайги до северных пределов Ленинградской области и указавший на ботанико-географические инверсии на Карельском перешейке и других территориях, примыкающих к границе средне- и южнотоежной подзон. Наши исследования (Гнатюк и др., 2003) также подтвердили специфику флоры данного района, что косвенно может свидетельствовать в пользу внесенных Т.К. Юрковской изменений в геоботаническое районирование. Однако более тщательный анализ ельников Приладожья показал, что они не имеют ярко выраженных южнотоежных черт. Высокая производительность местообитаний (бонитет), как правило, не сопровождается активным участием неморальных и бореонеморальных видов растений и редко в спелых ельниках встречается подлесок из липы и клена. Карельский перешеек не может приниматься во внимание так как отличается и климатическими условиями (зажат между двумя крупными водоемами) и собственно зональной растительности на его территории не так много из-за наличия больших площадей выходов коренных пород и освоенности территории человеком. Логичным будет выделять переходную (буферную) зону, аналогичную границе средней и северной тайги и включающую Карельский перешеек и территорию Приладожья вдоль западной границы Карелии до северной оконечности оз. Янисъярви. Далее наблюдается резкое изменение (обеднение) почвенных условий. Кстати, финские исследователи в этом районе границу подзон проводят по южному берегу Ладожского озера, но проводят пунктиром (см. рис. 2).

Наибольшее несоответствие наблюдается в трактовке границ подзоны северной тайги. Финские исследователи разбивают ее на две части, причем граница этих частей по территории Карелии проходит практически в долготном направлении, отсекая очень специфический флористический район – Имандровский (биогеографическая провинция Ks) и территорию западнее и юго-западнее озер Куйто, практически совпадая с границей подзон средней и северной тайги по Ю.Д. Цинзерлингу (1934). М.Л. Раменская и В.И. Шубин (1975) отмечают специфику этой территории, выделяя ее в отдельный (Калевальский) ландшафтный район. Наши исследования (Гнатюк, Крышень, 2001) также продемонстрировали специфичность локальных флор планируемого Калевальского НП и Костомукшского заповедника, дифференцирующихся на достаточно высоком уровне от других локальных флор Средней Карелии. Все это указывает не столько на необходимость пересмотра существующих границ подзон, сколько на правильность выделения Западнокарельского геоботанического

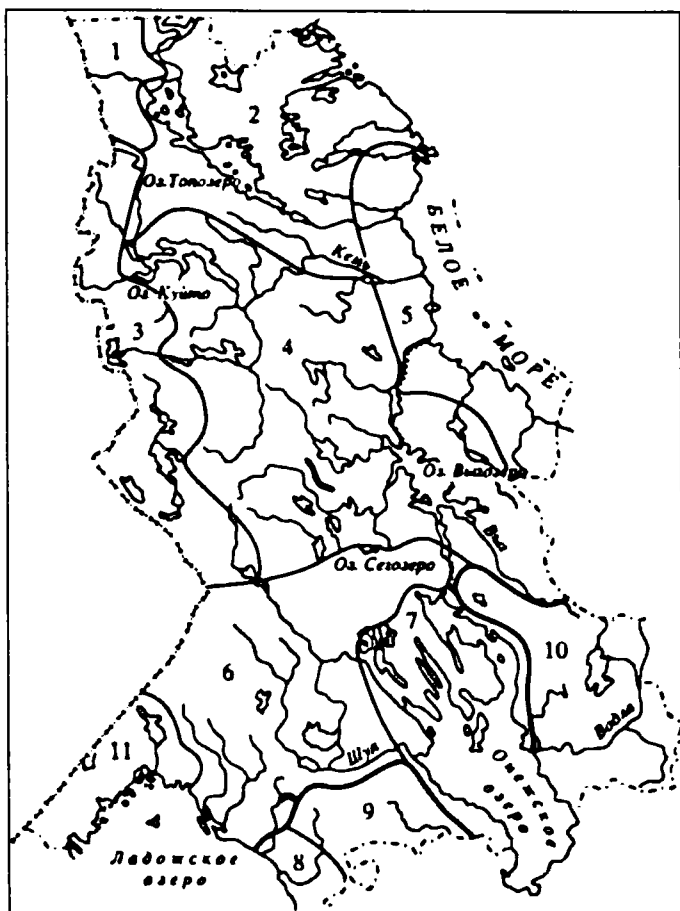


Рис. 3. Схема геоботанического районирования территории Карелии (по: Юрковская, 1993)

Указаны номера геоботанических округов (названия и описания в тексте). Граница между Кольско-Карельской и Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинциями обозначена жирной линией

округа и еще раз подтверждает несоответствие широко используемого биогеографического районирования реальной ботанико-географической ситуации.

В соответствии с принятым в настоящее время геоботаническим районированием Нечерноземья (Геоботаническое..., 1989) территория Карелии относится к Североевропейской таежной провинции, Кольско-Карельской (округа 1–7, 11), Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинциям (8–10) (рис. 3). М.Л. Раменская и В.И. Шубин (1975) выполнили ландшафтное районирование территории Карелии (на основе ландшафтного райониро-

вания О.Н. Казаковой (1959) и геоботанического Ю.Д. Цинзерлинга (1934) и с учетом лесотипологического районирования Ф.С. Яковлева и В.С. Вороновой (1959)), указывая на то, что их ландшафтные районы фактически являются геоботаническими и районирование соответственно геоботаническое. Поскольку оно в значительной степени отражает реальную ботанико-географическую обстановку и было выполнено в том числе и с целью обоснования методов лесовосстановления, а данная работа посвящена вырубкам региона, то при характеристике геоботанических районов будут указываться соответствия их ландшафтным районам Раменской-Шубина (рис. 4), несмотря на то, что позднее были разработаны система ландшафтов А.Д. Волкова с коллегами (Экосистемы ..., 1990; Экосистемы ..., 1995; Волков, 1996; Громцев, 2000) и ландшафтное районирование Р.Ф. Антоновой (2001).

Далее приводится описание геоботанических округов на территории Карелии. Геоботанический округ характеризуется определенными сочетаниями условий физико-географической среды, определяющими набор экотопов, и поэтому он является ключевым пространственным выделом для типологической характеристики растительности.

Северо-западный горный Карельский геоботанический округ (1) характеризуется значительным присутствием еловых лесов (в отличие от остальных северотаежных округов), где преобладают сосняки, также это единственный горный карельский округ с максимальной отметкой 576 м (г. Нуоронен), где выражена вертикальная поясность и на вершинах представлены экстразональные для Карелии редколесья и кустарничково-лишайниковые тундры. Территориально округ практически совпадает с карельской частью биогеографической провинции Ks, входит в Кандалакшский ландшафтный район Карело-Кольской горной провинции и соответствует юго-западному подрайону (Раменская, Шубин, 1975). Весь Кандалакшский район простирается от западной границы Карелии до Белого моря, включая также Кандалакшский геоботанический округ, практически целиком расположенный на территории Мурманской области.

Топозерский геоботанический округ (2) характеризуется преобладанием редкостойных лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых лесов, сосновых сфагновых, еловых редкостойных лишайниково-моховых лесов и аапа болот, а также специфической прибалтийской растительностью, включая тундроподобные островные сообщества с доминированием вороники и некоторых других кустарничков. Территориально он в значительной степени соответствует биогеографической провинции Kk. Большая площадь округа и неоднородность растительности отражена

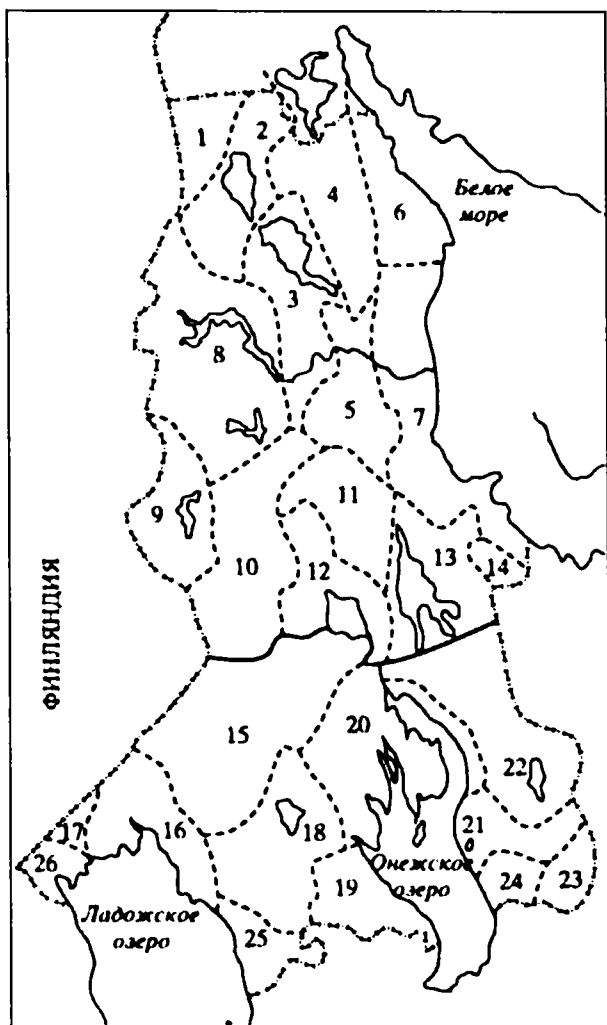


Рис. 4. Схема ландшафтных районов Карелии (по: Раменская, Шубин, 1975)

Сплошная жирная линия – граница средней и северной подзон тайги; пунктирные линии – границы ландшафтных районов. Районы: 1 – Кандалакшский, 2 – Пяозерский, 3 – Топозерский, 4 – Керетьозерский, 5 – Маслозерский, 6 – Лоухско-Беломорский, 7 – Кемско-Беломорский, 8 – Калевальский, 9 – Лексозерский, 10 – Мотко-Чирко-Кемский, 11 – Ондозерский, 12 – Сегозерский, 13 – Выгозерский, 14 – Ветренного пояса, 15 – Суоярвский, 16 – Сортавальский, 17 – Пюхяярвский, 18 – Сямозерский, 19 – Шелтозерский, 20 – Кондопожский, 21 – Восточно-Прионежский, 22 – Водлозерский, 23 – Колодский, 24 – Пудожский, 25 – Олонецкий, 26 – Куркиекский

в ландшафтном районировании территории М.Л. Раменской и В.И. Шубина (1975). Округ включает в себя северо-восточный подрайон Калевальского водораздельного сельгово-равнинно-озерного ландшафтного района, Пяозерский равнинно-озерно-сельговый, почти целиком Топозерский озерно-равнинно-сельговый, Керетьозерский озерно-мелкосельгово-болотный и Лоухско-Беломорский приморский район мелких сельг, морских заливов и шхер ландшафтные районы.

Западнокарельский геоботанический округ (3) простирается узкой полосой по Западно-карельской возвышенности вдоль карело-финской границы от озера Пяозеро на севере и до границы подзон средней и северной тайги на юге. Западнокарельский геоботанический округ пересекает три ландшафтных района в западных их частях – Калевальский водораздельный сельгово-равнинно-озерный, Лексозерский сельгово-озерный и Мотко-Чирко-Кемский водораздельный сельгово-равнинный и проходит через всю биогеографическую провинцию Крос в западной ее части. Он характеризуется пересеченностью рельефа, которая обуславливает пестроту лесного покрова с распространением лишайниковых, зеленомошных и скальных сосняков и ельников, а также невысокую заболоченность. Несмотря на то, что округ фактически совпадает с Западно-карельской возвышенностью, он неоднороден по растительности, по признакам которой М.Л. Раменская и В.И. Шубин выделяли ландшафтные (геоботанические) районы. Округ также пересекается границей зон по районированию финских исследователей (Ahti et al., 1968).

Куйтинско-Выгозерский геоботанический округ (4) занимает обширную территорию в центре Карелии от границы средне- и северотаежной подзон на юге, рекой Кемь на севере, Западно-карельской возвышенностью на западе и Прибеломорской низменностью на востоке. В пределах этого округа частично или полностью расположены районы Топозерский озерно-равнинно-сельговый, Маслозерский озерно-равнинно-болотный, Ондозерский холмисто-озерный, Сегозерский озерно-сельговый, Выгозерский сельгово-равнинно-озерный и ландшафтный район Ветреного пояса, выделенные М.Л. Раменской и В.И. Шубиным (1975) и отражающие реальную неоднородность растительного покрова территории. Округ включает в себя большую часть биогеографических провинций Крос (без западной и восточной частей) и Крөг. В целом он характеризуется господством сосновых лесов, чередующихся с аапа болотами, и высокой заболоченностью (35%), при этом встречаются болота площадью до 20 тыс. га.

Прибеломорский геоботанический округ (5) расположен почти целиком на Прибеломорской низменности, практически

совпадает с Кемско-Беломорским приморским мелкосельгово-болотно-равнинным ландшафтным районом (Раменская, Шубин, 1975) и включает восточную часть биогеографической провинции Крос. Он характеризуется абсолютным преобладанием болот (до 80%) за исключением самой южной его части, примыкающей к горному кряжу “Ветренный пояс”, и специфической галофильной растительностью по берегу и островам Белого моря.

Суоярвский геоботанический округ (6) расположен у границы подзон и несколько шире на юге, чем выделенный М.Л. Раменской и В.И. Шубиным (1975) Суоярвский водораздельный равнинно-болотный, почти целиком включает в себя Сямозерский и частично Сортавальский ландшафтные районы. Округ поглощает целиком провинцию Kb и частично провинции Kon, Kol, Kl. Он отличается наличием сообществ, носящих черты северотаежной и среднетаежной растительности, среди которых сосновые, елово-сосновые, еловые кустарничково-зеленомошные леса, а также сосново-кустарничково-сфагновые олиготрофные и осоково-сфагновые мезотрофные болота.

Северный Прионежский геоботанический округ (7) включает в себя территорию Заонежья, а также западное и северо-восточное побережье Онежского озера, отличаясь от Кондопожского сельгового ландшафтного района Раменской-Шубина только в восточной его части, которая выделялась уже в Восточно-Прионежский прибрежный равнинный ландшафтный район (Раменская, Шубин, 1975). Округ включает в себя прибрежные части биогеографических провинций Kol, Kon, Kton. Растительность округа отличается преобладанием еловых лесов, главным образом черничного типа, присутствием южнотаежных типов ельников, связанных с богатыми почвами, а также распространением скальных и прибрежных местообитаний со специфической растительностью. М.Л. Раменская и В.И. Шубин справедливо выделяли восточное побережье Онежского озера, отличающееся от всей остальной территории округа господством сосняков на песчаных озерных отложениях.

Олонецкий геоботанический округ (8) территориально совпадает с Олонецким присзерно-равнинным ландшафтным районом (Раменская, Шубин, 1975) и частично покрывает территорию биогеографической провинции Kol. Он характеризуется интенсивным сельскохозяйственным освоением, и, несмотря на принадлежность к Северодвинско-Верхнеднестровской подпровинции, господством сосновых лесов по побережью Ладожского озера, ельников черничных и черничных влажных наряду с переходными болотами – на остальной территории.

Важинско-Свирский геоботанический округ (9), совпадающий по территории с Шелтозерским озерно-равнинно-сельговым ландшафтным районом (Раменская, Шубин. 1975), частично покрывает территорию биогеографической провинции Koi и характеризуется преобладанием ельников, в том числе южнотаежных типов, а также высокой сельскохозяйственной освоенностью. Особая растительность Шокшинской гряды позволяла рассматривать ее в качестве особого геоботанического выдела (Ниценко, 1958; Раменская, Шубин. 1975).

Водлозерский геоботанический округ (10) расположен в юго-восточной части Карелии и заходит в Архангельскую обл.; характеризуется господством зеленомошных и сфагновых ельников. Флора обогащена восточными видами, здесь проходит граница естественного распространения лиственницы. Заболоченность территории достаточно высокая, преобладают сфагновые верховые болота. В пределах округа расположены биогеографическая провинция Ktop и ландшафтные районы Водлозерский равнинно-сельгово-озерный, Колодский холмисто-равнинный район и Пудожский равнинный. Два последние отличаются большим распространением высокопроизводительных ельников кисличного и неморальнотравного типов.

Приладожский геоботанический округ (11) совпадает по территории с биогеографической провинцией K1 и поглощает Сортавальский фиордообразных озерных побережий, шхер и скалистых сельг (за исключением самой юго-восточной оконечности), Пюхьярвский озерно-холмистый и Куркиекский ложбинных озер, скалистых сельг и фиордообразных озерных побережий ландшафтные районы (Раменская, Шубин. 1975). Округ отличается разнообразием лесной растительности – от южнотаежных типов ельников до бедных сосняков на скалах и дюнах по побережью Ладожского озера, большие площади заняты под сельское хозяйство. Т.К. Юрковская (1993) относит его к подзоне южной тайги.

В целом, Кольско-Карельская подпровинция, занимающая большую часть Карелии, характеризуется доминированием в растительном покрове сосновых лесов (в то время как на остальной территории Европейской тайги преобладают ельники), отсутствием в лесных сообществах *Abies sibirica* Ledeb. и *Larix sibirica* Ledeb. (в отличие от восточно-европейских территорий), а также наличием специфических растительных сообществ – “каменистых” сосняков (Яковлев, Воронова, 1959) и карельских кольцевых аапа болот (Юрковская, 1993).

Даже беглый взгляд на приведенные описания соответствий геоботанических округов, ландшафтных (геоботанических)

районов и биогеографических провинций выявляет их различия. Причем, если геоботанические округа и районы отличаются, в основном, масштабом с некоторым несовпадением границ, то биогеографические провинции принципиально отличаются от геоботанических районов. Как уже отмечалось выше, биогеографические провинции практически совпадают с выделенными М.Л. Раменской (1983) флористическими районами и наш анализ (Гнатюк и др., 2003; Разнообразие ..., 2003) показал, что они не соответствуют современной флористической и геоботанической ситуации. Наиболее полно соответствующими задачам проведенных исследований и наиболее четко отражающими современную структуру растительности Карелии является ландшафтное районирование, осуществленное М.Л. Раменской и В.И. Шубиным (1975), справедливо определенное ими также и как геоботаническое районирование.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. ОБЪЕКТЫ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Для изучения структуры сообщества особо ценными могут быть многолетние описания растительности на постоянных пробных площадях (ППП), которые в нашем случае позволяют проследить развитие напочвенного покрова после рубки древостоя и возможно выявить факторы, определяющие ход сукцессии. Работы по изучению динамики растительности на вырубках проводились в Кондопожском районе (подзона средней тайги, Северный Прионежский геоботанический округ, Кондопожский ландшафтный район). На 6 злаковых и злаково-разнотравных вырубках ельников-черничных, как чистых, так и со значительной примесью лиственных пород, расположенных на небольшой сравнительно однородной территории, были заложены 22¹ постоянных пробных площади. Размеры ППП таковы (10 × 5 м), чтобы можно было свободно, с минимальными ошибками, выявить видовой состав и определить проективное покрытие видов. Большие размеры ППП нецелесообразны так как вырубки, во-первых, представляли собой захламленные порубочными остатками участки, местами с сильно поврежденным почвенным покровом, поэтому выбор однородного участка большого размера был затруднен; во-вторых, поскольку исследования предполагали ежегодные геоботанические описания растительности, большое значение имело сохранение целостности растительного покрова при работе на ППП. Этому способствовали сравнительно небольшие размеры ППП, которые позволяли точно описывать растительность в основном из-за пределов ППП. Вырубки различались по размерам, возрасту и методу создания культур (использование двухлетних семян и крупномерных² саженцев, с подготовкой почвы и без и т.п.). На каждой вырубке закладывали от 2 до 5 ППП, в зависимости от размеров вырубки и однородности участка. Таким

¹ Позднее 2 наиболее удаленные ППП были исключены из анализа.

² Выращенные в питомнике по схеме: 3 года в посевном отделении и 2 года – в школьном.

образом, ППП отображали все возможное разнообразие условий в пределах небольшой относительно однородной территории. Они отличались удаленностью от края леса, напочвенным покровом, сохранностью верхнего горизонта почвы и т.д.

Вырубка I. 35 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1990 г. производного ельника черничного. Почва подзолистая ил-лювиально-гумусово-железистая. Бывшее до рубки сообщество: состав древостоя 3С2Е5Б, во втором ярусе ель, в подросте ель, в подлеске рябина; в напочвенном покрове *Pleurozium schreberi* 20%, *Hylocomium splendens* 10%, *Vaccinium myrtillus* 40%, *Calamagrostis arundinacea* 15%, *Avenella flexuosa* 10%, *Vaccinium vitis-idaea* 5%, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Angelica sylvestris*. На вырубке заложены 2 пробные площади: ППП 18 (табл. 2) в основании склона северо-восточной экспозиции, в 1990 г. по необработанной почве выполнена посадка крупномерными 5-летними саженцами ели. ППП 19 (табл. 3) в верхней части склона западной экспозиции.

Вырубка II. 12 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1990 г. производного ельника черничного. Почва – бурозем мало-мощный супесчаный сильнокаменистый на элюво-делювии диабазов. Бывшее до рубки сообщество: состав древостоя 5Е1С3Ос1Б, во втором ярусе ель, сосна и береза, в подросте ель, в подлеске рябина; в напочвенном покрове *Pleurozium schreberi* 5%, *Hylocomium splendens* 3%, *Vaccinium myrtillus* 40%, *Calamagrostis arundinacea* 20%, *Avenella flexuosa* 5%, *Vaccinium vitis-idaea*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*. На вырубке заложены 3 пробные площади: ППП 20 (табл. 4) на месте технологической площадки, органогенный горизонт полностью уничтожен; ППП 21 (табл. 5) и ППП 22 (табл. 6). Культуры ели созданы 3-летними сеянцами ели.

Вырубка III. 100 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1990 г. производного ельника черничного. Почва – бурозем мало-мощный супесчаный сильнокаменистый на элюво-делювии диабазов. Бывшее до рубки сообщество: состав древостоя 3Е2С5Б, во втором ярусе ель, сосна и береза, в подросте ель, береза, в подлеске рябина, ива козья; в напочвенном покрове *Calamagrostis arundinacea* 50%, *Avenella flexuosa* 15%, *Rubus saxatilis* 7%, *Vaccinium myrtillus* 5%, *Oxalis acetosella* 3%, *Convallaria majalis* %, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Solidago virgaurea*, *Geranium sylvaticum*. На вырубке заложены 4 пробные площади: ППП 1 (табл. 7), ППП 2 (табл. 8), ППП 3 (табл. 9) и ППП 4 (табл. 10). Последняя заложена на выгоревшем участке. Культуры ели созданы 3-летними сеянцами ели.

Таблица 2

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 18

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубки, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	0	5	0	0	0	0	1	3	2
<i>Avenella flexuosa</i>	2	10	40	40	40	50	40	35	30
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	0	1	5	5	7	20
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	7	50	50	60	35	25	25	20	30
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	10	15	20	20	40	30	10
<i>Convallaria majalis</i>	1	0	2	0	0	1	1	2	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	0	0	2	2	1	1	2	5	5
<i>Hieracium umbellatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Linaria vulgaris</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	5
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	5	1	1	1	1	1	1	1
<i>Melampyrum pratense</i>	1	1	1	1	2	0	1	1	30
<i>Orthilia secunda</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Oxalis acetosella</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	5	5	9	20
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	3
<i>Rubus idaeus</i>	0	5	5	5	5	0	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	0	0	5	5	1	1	3	0	1
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	3	5	2
<i>Solidago virgaurea</i>	1	10	5	5	5	0	1	1	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	5	5	5	5	5	5	8	3
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Trientalis europaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	1
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	1	2	0	1	1	1	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1
Общее покрытие	10	70	80	90	90	95	90	90	90
Число видов	7	9	13	12	13	16	23	24	23

Таблица 3

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 19

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Avenella flexuosa</i>	15	50	60	80	70	60	60	40	15
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	3	3	5	5	5	5
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1	10	15	20	10	20	20	15	7
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	0	2	3	5	10	15
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	10	10	10	10	15	15	8	2
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	1	5	1	1	1	1	0
<i>Melampyrum pratense</i>	3	0	0	0	1	1	1	1	3
<i>Picea abies</i>	3	3	3	3	5	5	20	20	40
<i>Pinus sylvestris</i>	3	3	3	3	3	3	2	2	0
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Solidago virgaurea</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	1	5	7	7	10	10	10	10
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	5	5	5	3	5	3	5	10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	5	5	5	5	5	15	20	20
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	0
Общее покрытие	20	80	70	85	80	80	90	60	90
Число видов	7	8	11	13	15	15	15	13	15

Бывшее до рубки сообщество на участке ППП 4 отличалось составом древостоя и напочвенного покрова: состав древостоя 7Е1С2Ос1Б, во втором ярусе ель, сосна и береза, в подросте ель, в подлеске рябина, малина, жимолость; в напочвенном покрове *Vaccinium myrtillus* 30%, *Calamagrostis arundinacea* 30%, *Rubus saxatilis* 10%, *Convallaria majalis* 7%, *Avenella flexuosa* 5%, *Oxalis acetosella* 2%, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Solidago virgaurea*, *Geranium sylvaticum*, *Vicia sylvatica*.

Вырубка IV. 72 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1990 г. производного ельника черничного. Бурозем маломощный

Таблица 4

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 20

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	0	0	2	1	2	10
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	30
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	1	3	3	5
<i>Antennaria dioica</i>	0	0	0	0	0	5	2	5	0
<i>Avenella flexuosa</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	2	2	3	5	0	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0	0	0	0	1	3	15	15	40
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	3	3	3	3	5	5	2
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	0	0	1	2	1	0	0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Epilobium palustre</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Geranium sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	1	2	2	1
<i>Hieracium umbellatum</i>	0	0	0	0	1	2	1	1	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lathyrus vernus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	1	1	1	1	3	1	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	60
<i>Omalotheca sylvatica</i>	0	0	0	0	1	3	4	5	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	5	5	30	0	40
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	3
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	1	2	2	1	1	0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	20
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	3	3	3	0	2
<i>Solidago virgaurea</i>	0	0	0	0	1	1	1	2	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	1	1	3	1	1	0
<i>Vicia cracca</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	1	3	1	1	1
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0
Общее покрытие	0	1	5	10	20	20	40	40	90
Число видов	0	2	3	11	20	21	25	17	14

Таблица 5

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 21

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2	0	0	0	1	1	1	5	8
<i>Betula sp.</i>	0	0	5	5	10	20	50	0	30
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	7	20	10	20	10	30	40	50	40
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	50	60	50	80	50	60	50	0
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	5
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Galeopsis bifida</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Geranium sylvaticum</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	2	5	0	1	1	1	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Melampyrum pratense</i>	1	1	2	0	1	1	1	0	5
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	20
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	10	10	10	10	0	50
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	1	5	5	0	0	5	2	1	5
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Solidago virgaurea</i>	3	5	0	0	1	1	1	0	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	5	5	5	10	5	0	10
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	0	1	0	1	3	0
<i>Trientalis europaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Общее покрытие	10	60	70	70	90	85	90	90	90
Число видов	7	7	10	12	18	14	19	10	15

Таблица 6

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 22

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Angelica sylvestris</i>	3	0	0	3	0	0	2	10	10
<i>Avenella flexuosa</i>	0	5	3	20	10	15	35	40	30
<i>Betula sp.</i>	0	0	10	1	2	5	7	0	5
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20	40	50	50	60	50	50	40	40
<i>Campanula persicifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Centaurea jacea</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Centaurea phrygia</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	3	5	1	7	5	5	5	1
<i>Cirsium setosum</i>	0	0	0	0	1	3	1	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	10	10	8	10	5	2	5	10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	5	5	3	0	1	1	1	0
<i>Melampyrum pratense</i>	5	0	5	5	5	1	1	1	15
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	15
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	2	10	20	15	0	30
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0
<i>Rubus saxatilis</i>	3	10	5	2	10	5	5	7	0
<i>Rumex acetosella</i>	0	3	0	1	0	0	1	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Solidago virgaurea</i>	3	10	10	3	7	7	1	2	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	10	5	10	10	10	0	10
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	2	2	1	2	3	3	2	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	2	2	1	2	3	3	5	3
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Общее покрытие	30	60	60	80	70	70	80	70	90
Число видов	9	10	12	17	14	14	22	14	17

Таблица 7

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 1

Вид	Год обследования							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998
	Возраст вырубki, лет							
	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	5	2	2	0	0	2	0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	10	15	5	10	20	20	25
<i>Alchemilla acutiloba</i>	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	1	1	3
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	10	5	10	25	25
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1	40	20	20	25	20	20	20
<i>Campanula persicifolia</i>	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Centaurea jacea</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	20	20	15	10	15	15
<i>Cirsium vulgare</i>	0	5	10	10	7	1	1	1
<i>Convallaria majalis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	3	3	0	0	3	0	0
<i>Elytrigia repens</i>	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium palustre</i>	0	2	0	2	1	0	1	0
<i>Equisetum arvense</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Filipendula ulmaria</i>	5	0	0	0	1	0	0	5
<i>Fragaria vesca</i>	0	5	10	5	5	1	1	0
<i>Galeopsis bifida</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	1	0	10	10	5	3	5	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	1	0	1	5	5	7	3	3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	2	0	2	1	1	1	1
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	3	5	5
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	1	2	2
<i>Ranunculus acris</i>	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus repens</i>	0	0	0	0	2	0	0	1
<i>Rosa majalis</i>	2	0	0	2	2	2	10	5
<i>Rubus idaeus</i>	2	0	0	2	0	0	0	0

Таблица 7 (окончание)

	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Rubus saxatilis</i>	1	5	5	5	10	0	1	3
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	5	5	10	10
<i>Solidago virgaurea</i>	1	0	10	2	5	5	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Stellaria media</i>	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Trifolium pratense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tussilago farfara</i>	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Viola canina</i>	1	0	0	1	0	0	0	0
Общее покрытие	5	70	70	80	85	85	85	90
Число видов	23	15	12	19	20	22	21	25

Таблица 8

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 2

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Aegopodium podagraria</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	5	0	0	1	0	0	5	8
<i>Betula</i> sp.	0	0	5	5	5	10	10	15	30
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20	75	50	30	40	40	40	40	50
<i>Campanula persicifolia</i>	0	1	0	0	1	0	1	2	2
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	10	10	10	10	20	25	15
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	5	2	2	0	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	1	1	1	0	2	5	0	0	0
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	1	15	15	0	1	5	3	3	1
<i>Galium album</i>	1	25	10	5	3	1	3	2	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	2	15	2	0	2	2	2	10	10

Таблица 8 (окончание)

	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	3	3	1	1	1	0	0	0
<i>Hypericum maculatum</i>	1	2	2	2	2	0	1	1	3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Melampyrum pratense</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	5
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Myosotis arvensis</i>	1	3	3	3	3	1	0	0	0
<i>Oberna behen</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	2	2	3	3	10
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Potentilla erecta</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus acris</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	2	2	0	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	1	5	5	0	10	10	10	5	5
<i>Rumex longifolius</i>	0	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	5	10	10	15	30
<i>Solidago virgaurea</i>	0	2	1	0	2	0	1	1	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	0	0	3	3	5
<i>Stellaria media</i>	0	5	3	0	0	2	0	0	0
<i>Trifolium pratense</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Verbascum thapsus</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica chamaedrys</i>	0	0	0	5	5	3	5	5	0
<i>Vicia cracca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Viola tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Общее покрытие	25	75	75	70	70	70	70	80	80
Число видов	15	19	20	11	24	20	18	18	20

Таблица 9

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 3

Вид	Год обследования							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998
	Возраст вырубki, лет							
	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	10	5	0	0	0	0	0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	5	0	5	5	10	10
<i>Alchemilla acutiloba</i>	1	1	2	3	2	1	1	2

Таблица 9 (окончание)

	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	5	15	15
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2	2	2	2	1	1	1	1
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	10	1	2	10	10
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	10	40	30	40	30	30	40	30
<i>Campanula persicifolia</i>	1	10	5	0	1	1	0	1
<i>Centaurea jacea</i>	1	1	1	0	3	1	1	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Chenopodium album</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cirsium setosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Convallaria majalis</i>	1	2	2	0	3	5	5	5
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Fallopia convolvulus</i>	20	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	1	5	10	0	1	3	0	0
<i>Galeopsis bifida</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	1	30	30	20	0	0	0	2
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	10	5	0	3	5	0	2
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	0	0	0	3	3	2	2
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	2	1	3	3	5	15
<i>Leontodon autumnalis</i>	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	2	3	0	2	2	0	0
<i>Phleum pratense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	1	1	0	5
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Populus tremula</i>	0	2	5	5	5	5	10	7
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	2	10	10	0	15	15	5	3
<i>Rumex acetosella</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	3	3	3
<i>Solidago virgaurea</i>	0	5	3	0	0	3	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	2	1	1	1
<i>Stellaria media</i>	0	15	3	0	0	1	0	0
<i>Trifolium pratense</i>	1	5	5	0	5	3	0	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	10	0	0	0	3	3
<i>Vicia cracca</i>	1	1	1	1	1	1	1	3
<i>Viola arvensis</i>	2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Viola tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
Общее покрытие	40	90	95	60	85	70	80	85
Число видов	22	20	21	8	21	27	16	26

Таблица 10

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 4

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	10	5	5	5	10	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	1	5	0	0	1	0	0	0	0
<i>Avenella flexuosa</i>	1	5	0	0	5	5	1	10	25
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	0	0	0	3	3	15
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5	20	20	15	15	15	20	20	15
<i>Campanula persicifolia</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	0	0	0	0	3	5	5
<i>Cirsium vulgare</i>	1	3	0	0	0	0	0	1	0
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	0	0	3	0	3	10
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Fragaria vesca</i>	0	10	10	0	0	0	0	1	10
<i>Galium album</i>	0	0	0	0	3	3	0	3	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	7	10	5	5	3	3	1	3	5
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Melampyrum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	20
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	5
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Populus tremula</i>	0	0	5	5	1	0	15	15	30
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	5	5	10	10	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	7	30	30	30	30	25	25	15	0
<i>Rumex acetosella</i>	0	3	10	15	0	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	5	5	10	5	10	15
<i>Solidago virgaurea</i>	1	20	2	0	0	1	0	2	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	7	20	20	10	10	10	10	10	10
<i>Stellaria graminea</i>	0	5	5	0	0	1	0	0	0
<i>Tussilago farfara</i>	0	3	0	0	0	1	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	0	0	0	0	0	1	5	2
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	10	0	5	0	5	2	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Общее покрытие	20	75	75	70	65	60	60	60	70
Число видов	9	12	12	10	15	14	16	21	20

вторично дерновый супесчаный на элювии коренных пород (глубже 40 см камни). На вырубке заложены 6 пробных площадей, 2 из которых в "коридоре", шириной 20 м, где были произведены опытные посадки крупномерными саженцами ели: ППП 5 (табл. 11), ППП 6 (табл. 12). ППП 5 и 6 располагаются вплотную друг к другу, в 2003 г. описание выполнено только на ППП 6, так как покров стал практически одинаков. Здесь бывшее сообщество имело следующие характеристики: состав древостоя 4СЗЕЗБ, во втором ярусе ель и береза, в подросте ель и береза, в подлеске рябина; в напочвенном покрове *Hylocomium splendens* 3%, *Calamagrostis arundinacea* 30%, *Avenella flexuosa* 30%, *Vaccinium*

Таблица 11

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 5

Вид	Год обследования							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998
	Возраст вырубки, лет							
	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Agrostis tenuis</i>	0	10	15	20	20	20	20	20
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	0	1	1	0	1	1	2
<i>Avenella flexuosa</i>	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	0	3	3	0	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	40	40	20	20	20	20	20	25
<i>Campanula persicifolia</i>	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	0	1	5	10	10	30	40
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Convallaria majalis</i>	1	2	5	0	5	5	1	1
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	1	2	1	0	0
<i>Galium album</i>	40	50	40	30	30	20	20	20
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	7	5	5	5	5	5	3
<i>Melampyrum pratense</i>	15	15	0	0	0	0	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	10	10	5	5	5
<i>Rubus saxatilis</i>	3	2	5	5	10	5	7	5
<i>Solidago virgaurea</i>	1	5	5	5	3	3	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Stellaria graminea</i>	0	1	2	5	0	1	1	2
<i>Veronica chamaedris</i>	5	10	20	10	5	5	1	0
Общее покрытие	80	100	95	95	90	90	90	95
Число видов	11	11	11	13	15	17	15	15

Таблица 12

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 6

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Agrostis tenuis</i>	5	10	15	25	30	30	30	25	10
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2	5	1	7	1	1	1	3	3
<i>Avenella flexuosa</i>	1	2	0	0	0	0	0	2	0
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	0	0	0	1	3	5
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20	50	25	25	25	30	30	25	30
<i>Campanula persicifolia</i>	1	3	1	1	1	1	1	1	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	10	10	20	15	20	15	30
<i>Convallaria majalis</i>	0	1	5	5	5	5	2	2	3
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Galium album</i>	1	15	20	20	5	5	5	5	2
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	5	5	5	5	5	3	3	3
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Knautia arvensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Leontodon autumnalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Melampyrum pratense</i>	20	0	0	0	1	1	1	1	8
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Oberna behen</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	5	10	40
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Platanthera bifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	2	5	5	5	5	10
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rubus saxatilis</i>	2	2	10	2	5	5	10	10	3
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	2	2	2	5	5	2
<i>Solidago virgaurea</i>	1	5	5	5	5	3	1	2	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	5	5	5	5	4	3
<i>Stellaria graminea</i>	3	5	3	2	1	1	1	0	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Veronica chamaedris</i>	3	5	10	15	15	0	0	0	1
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Общее покрытие	50	90	90	95	85	85	85	95	95
Число видов	17	16	14	21	23	22	22	24	22

myrtillus 15%, *Rubus saxatilis* 5%, *Angelica sylvestris*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Veronica chamaedris*.

Четыре пробные площади заложены на основной части вырубки ППП 7 (табл. 13), ППП 8 (табл. 14), ППП 9 (табл. 15), ППП 10 (табл. 16). ППП 9 заложена на месте сжигания порубочных остатков и вплотную примыкает к ППП 8. ППП 7–10 располагаются на участке вырубки, где культуры ели созданы 3-летними сеянцами ели (характеристика бывшего древостоя будет дана перед описанием соответствующих ППП).

Характеристика бывшего сообщества на участке ППП 7–10: состав древостоя 6Е2С2Б, во втором ярусе ель и береза, в подросте ель и береза, в подлеске рябина, можжевельник; в напочвенном покрове *Hylocomium splendens* 3%, *Pleurozium schreberi* 5%, *Calamagrostis arundinacea* 30%, *Vaccinium myrtillus* 30%, *Avenella flexuosa* 20%, *Angelica sylvestris*, *Campanula persicifolia*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*.

Вырубка V. 86 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1990 г. производного ельника черничного. Бурозем среднемощный вторично-дерновый супесчаный на элювии коренных пород. Бывшее до рубки сообщество: состав древостоя 3Е2С3Ос2Б, во втором ярусе ель и береза, в подросте ель и береза, в подлеске рябина, можжевельник; в напочвенном покрове *Hylocomium splendens* 3%, *Pleurozium schreberi* 5%, *Calamagrostis arundinacea* 30%, *Vaccinium myrtillus* 10%, *Avenella flexuosa* 10%, *Angelica sylvestris* 5%, *Convallaria majalis* 5%, *Geranium sylvaticum* 10%, *Rubus saxatilis* 10%, *Campanula persicifolia*, *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*. На вырубке заложены 2 пробные площади: ППП 12 (табл. 17), ППП 13 (табл. 18). ППП 12 расположена на технологической площадке, почвенный покров сильно поврежден. Культуры ели созданы 3-летними сеянцами ели. Здесь же – продолжение предыдущей вырубки, но участок вырублен в 1988 г., ППП 14 у края леса (табл. 19).

Вырубка VI. 87 кв. Кондопожского лесничества. Вырубка 1989 г. производного ельника черничного. Бурозем слабооподзоленный супесчаный глееватый на элювии коренных пород. Бывшее до рубки сообщество: состав древостоя 2Е3С5Б, во втором ярусе ель и береза, в подросте ель, в подлеске рябина; в напочвенном покрове *Pleurozium schreberi* 5%, *Calamagrostis arundinacea* 70%, *Rubus saxatilis* 10%, *Convallaria majalis* 5%, *Geranium sylvaticum* 3%, *Oxalis acetosella* 2%, *Vaccinium myrtillus* 1%, *Angelica sylvestris*, *Avenella flexuosa*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium album*,

Таблица 13

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 7

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	10	30	0
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	1	0	1	0	0	0	0	3	5
<i>Avenella flexuosa</i>	3	15	20	20	20	20	15	0	0
<i>Betula sp.</i>	0	0	5	5	2	2	3	10	30
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	80	60	40	20	30	30	40	25	40
<i>Campanula persicifolia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	5	5	5	5	10	20	10
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Convallaria majalis</i>	2	5	5	1	3	25	5	0	5
<i>Elymus caninus</i>	0	0	0	1	2	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	3	10	5	5	5	1	1	0	0
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	10	2	5	3	2	2	0	5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hieracium umbellatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Knautia arvensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Melampyrum pratense</i>	3	2	0	0	0	0	0	1	20
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Myosotis arvensis</i>	1	2	0	2	1	1	1	1	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	3	2	3
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	1
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	5	10	10	20	0	0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Rubus saxatilis</i>	15	15	10	5	5	5	5	5	3
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	5	5	5	10	30	40
<i>Solidago virgaurea</i>	1	0	2	1	2	2	2	2	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	2	2	3	3	3	0	0
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Trifolium pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0

Таблица 13 (окончание)

	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	10	15	10	5	2	2	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Общее покрытие	90	80	80	80	80	60	80	80	90
Число видов	13	10	13	19	17	17	19	22	15

Таблица 14

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 8

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	10	5	5	10	15	15	20	15	20
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0
<i>Angelica sylvestris</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	5
<i>Betula sp.</i>	0	0	2	10	15	20	30	40	15
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5	5	5	2	5	15	20	35	40
<i>Campanula persicifolia</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	50	70	70	50	60	40	40	20	10
<i>Convallaria majalis</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	3
<i>Epilobium palustre</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Galium album</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	1	1	1	5	0	5	3	3	3
<i>Knautia arvensis</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	3
<i>Leontodon autumnalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	1	5	5
<i>Pimpinella saxifraga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	3	1	1
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rubus saxatilis</i>	0	0	0	0	0	5	5	1	5
<i>Salix caprea</i>	0	5	5	5	5	10	5	0	0
<i>Solidago virgaurea</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	1	2	2	2	1	2	1
Общее покрытие	60	75	75	60	60	60	60	50	70
Число видов	8	8	10	9	7	14	17	15	20

Таблица 15

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 9

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	20	60	40	40	30	25	10	20	15
<i>Angelica sylvestris</i>	1	5	5	5	1	1	1	1	5
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Avenella flexuosa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	5	5	5	5	8	30
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	20	40	20	20	20	25	40	40	40
<i>Campanula persicifolia</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	5	5	10	10	15	10	15
<i>Convallaria majalis</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	5
<i>Elymus caninus</i>	3	3	3	2	5	3	0	0	0
<i>Epilobium palustre</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	1	5	0	5	5	3	3	2	1
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	5	5	5	5	5	1	1	5
<i>Hieracium umbellatum</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Knautia arvensis</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Leontodon autumnalis</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Myosotis arvensis</i>	1	2	2	1	1	1	0	0	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	5	5	5
<i>Pinpinella saxifraga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	2	3	5	2	1	1	2	3	5
<i>Rumex acetosella</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	2	2	3	3	5	20
<i>Solidago virgaurea</i>	3	5	3	3	1	1	1	2	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	1	1	2	2	0	0
<i>Stellaria graminea</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Tussilago farfara</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	5	5	0	0	0	0	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2

Таблица 15 (окончание)

	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1
Общее покрытие	40	80	50	90	80	60	70	70	80
Число видов	21	14	16	21	21	20	23	19	19

Таблица 16

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 10

Вид	Год обследования									
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003	
	Возраст вырубки, лет									
	1	2	3	4	5	6	8	9	14	
<i>Achillea millefolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	0	0	3	5	0	0	0	0	
<i>Agrostis tenuis</i>	60	80	60	70	70	40	50	25	10	
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	20	
<i>Angelica sylvestris</i>	3	5	7	5	3	5	5	5	2	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Avenella flexuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	30	5	
<i>Betula sp.</i>	0	5	5	5	5	10	15	15	3	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	10	10	10	10	10	10	10	25	20	
<i>Campanula persicifolia</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	5	7	5	5	5	5	25	10	10	
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	10	
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
<i>Galium album</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	3	
<i>Geranium sylvaticum</i>	2	5	3	3	5	5	5	3	5	
<i>Hieracium umbellatum</i>	0	3	3	3	3	1	1	0	0	
<i>Melampyrum pratense</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	30	
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	3	
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	0	0	10	15	
<i>Rubus saxatilis</i>	1	3	3	3	5	5	5	10	5	
<i>Salix caprea</i>	5	15	20	30	30	30	30	10	10	
<i>Solidago virgaurea</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	
<i>Stellaria graminea</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	5	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Veronica chamaedris</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Общее покрытие	60	80	70	80	90	70	100	95	95	
Число видов	9	11	10	13	12	12	14	18	20	

Таблица 17

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 12

Вид	Год обследования							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998
	Возраст вырубки, лет							
	1	2	3	4	5	6	8	9
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	30	10
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	20	5	5	10	20	5	3
<i>Avenella flexuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	20
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	5	5	5	20	15
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1	40	20	20	20	20	20	20
<i>Campanula persicifolia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	5	0	15	15	15	5
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	0	2	5	2	1
<i>Epilobium palustre</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galium album</i>	1	5	20	15	15	5	5	10
<i>Geranium sylvaticum</i>	1	1	5	5	5	5	3	5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	1	2	2	10	2
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	2	5	3	0	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	5	4
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	2	2	5	0
<i>Populus tremula</i>	1	10	10	15	20	20	40	40
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	5	1	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	1	10	20	5	20	10	10	10
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	1	2	2	0
<i>Solidago virgaurea</i>	1	5	5	0	0	5	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	0	0	0	1	0	2	5
<i>Trifolium pratense</i>	0	2	0	3	2	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Veronica chamaedris</i>	0	5	5	5	3	0	10	2
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	10	5	5	5	0
Общее покрытие	5	70	60	90	70	80	90	95
Число видов	8	9	10	15	19	15	18	22

Таблица 18

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 13

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	1	2	3	4	5	6	8	9	14
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	20
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Alnus incana</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Angelica sylvestris</i>	5	0	5	20	1	3	4	0	0
<i>Anthriscus sylvestris</i>	10	0	10	5	1	1	0	5	10
<i>Avenella flexuosa</i>	0	15	20	25	25	20	30	0	0
<i>Betula sp.</i>	0	0	0	0	2	3	10	10	10
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	40	70	50	30	30	50	30	25	40
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	5	5	5	5	5	3	5	5
<i>Convallaria majalis</i>	0	0	0	0	0	3	1	3	5
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	2
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Galium album</i>	1	10	10	5	5	5	1	5	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	15	5	10	5	7	5	5	3
<i>Hypericum maculatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	2
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Melampyrum pratense</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	5
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	2	10	15
<i>Pimpinella saxifraga</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	5
<i>Populus tremula</i>	10	10	10	10	30	35	50	40	30
<i>Rubus saxatilis</i>	5	10	10	5	10	10	10	5	3
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	5
<i>Solidago virgaurea</i>	2	15	5	5	1	1	1	1	3
<i>Sorbus cucuparia</i>	1	5	5	5	5	5	5	2	5
<i>Mellaria graminea</i>	0	5	2	1	1	1	1	0	0
<i>Trifolium pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	2	1	2	2	1	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Veronica chamaedris</i>	1	5	10	5	0	0	3	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	10	0	0	0	3	0
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Общее покрытие	50	90	90	90	80	90	90	95	95
Число видов	12	11	15	16	17	19	20	20	23

Таблица 19

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 14

Вид	Год обследования							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998
	Возраст вырубki, лет							
	3	4	5	6	8	9	11	12
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	0	5	0	0	1	2	0
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	0	10	0	0	0	0
<i>Alnus incana</i>	5	50	60	60	60	60	60	30
<i>Angelica sylvestris</i>	30	0	5	5	5	5	5	5
<i>Anthriscus sylvestris</i>	25	0	5	25	3	5	15	20
<i>Betula sp.</i>	0	0	15	2	15	15	10	3
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	50	40	40	50	30	40	40	25
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	0	5	3	10	20	20	20
<i>Cirsium vulgare</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	1	10	5	5	10	10	10	2
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	10	5	5	5	3	3	3
<i>Elymus caninus</i>	0	0	0	15	0	0	0	0
<i>Elytrigia repens</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Fragaria vesca</i>	5	0	5	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	15	40	40	10	15	5	0	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	15	20	5	5	5	5	0	1
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	0	2	0	2	0	0	0
<i>Knautia arvensis</i>	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Leontodon autumnalis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Oxalis acetosella</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Padus avium</i>	0	0	0	1	1	1	2	1
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Populus tremula</i>	10	15	15	15	15	15	20	15
<i>Ranunculus acris</i>	2	0	0	2	0	1	1	1
<i>Rubus saxatilis</i>	5	5	5	5	5	5	3	5
<i>Salix caprea</i>	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Solidago virgaurea</i>	10	15	10	5	5	1	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	5	10	5	10	10	10	10
<i>Urtica dioica</i>	0	0	0	0	0	0	4	10
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Viola canina</i>	0	0	0	0	0	1	1	1
Общее покрытие	95	95	95	95	100	100	100	90
Число видов	17	13	17	19	16	21	24	24

Таблица 20

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 15

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	2	3	4	5	6	7	9	10	15
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Alnus incana</i>	0	30	30	25	50	50	50	50	50
<i>Angelica sylvestris</i>	10	5	0	0	0	0	0	0	3
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	5
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	40	40	30	20	10	5	5	7	10
<i>Campanula persicifolia</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	5	20	50	50	80	90	80	60	20
<i>Convallaria majalis</i>	1	1	0	0	5	10	10	5	10
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Elymus caninus</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Epilobium palustre</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeopsis bifida</i>	70	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	2	5	0	2	0	0	0	0	0
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	5	0	0	0	3	2	2	5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	50	20	10	20	5	5	10	8	0
<i>Lupinus polyphyllus</i>	0	0	5	5	5	0	0	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Melica nutans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oberna behen</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	15	0	0	3	5	5	5	5	10
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0	0	0	1	0	2	1	0
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	2	3	5
<i>Populus tremula</i>	1	5	5	0	5	10	10	20	30
<i>Potentilla erecta</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus acris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ranunculus repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rubus idaeus</i>	1	15	15	15	15	10	10	15	15
<i>Rubus saxatilis</i>	10	10	0	0	10	10	10	5	5
<i>Solidago virgaurea</i>	3	5	0	0	0	0	0	1	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	5	5	5	5	10	15	10	10
<i>Stellaria graminea</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Urtica dioica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica chamaedris</i>	1	5	5	0	0	0	1	1	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Общее покрытие	95	95	95	90	90	95	100	95	100
Число видов	23	17	10	11	13	12	17	18	22

Таблица 21

Состав и изменение проективного покрытия (%) видов
сосудистых растений по годам на ППП 16

Вид	Год обследования								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	2003
	Возраст вырубki, лет								
	2	3	4	5	6	7	9	10	15
<i>Agrostis tenuis</i>	10	40	40	20	40	20	20	15	10
<i>Alnus incana</i>	0	5	5	10	10	10	15	25	30
<i>Angelica sylvestris</i>	5	2	2	2	2	2	0	2	5
<i>Anthriscus sylvestris</i>	10	0	0	5	1	0	1	3	5
<i>Avenella flexuosa</i>	0	0	0	0	10	0	5	0	0
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	60	60	50	40	30	30	40	25	40
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	10	40	50	50	60	80	80	60
<i>Cirsium vulgare</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	5	5	5	0	1	5	5	5	10
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>Epilobium palustre</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fragaria vesca</i>	1	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>Galium album</i>	5	10	10	5	10	5	3	0	5
<i>Geranium sylvaticum</i>	5	10	10	5	5	5	3	3	5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0	0	5	0	5	0	0	0	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Lupinus polyphyllus</i>	0	0	2	1	3	0	1	1	10
<i>Luzula pilosa</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Melica nutans</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis acetosella</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	5
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>Picea abies</i>	0	0	0	0	0	0	3	5	10
<i>Rubus saxatilis</i>	1	3	5	5	5	5	5	5	0
<i>Solidago virgaurea</i>	2	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	0	3	2	3	3	5	2	5
<i>Stellaria graminea</i>	10	0	0	5	1	1	1	0	1
<i>Trifolium pratense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica chamaedris</i>	3	3	5	5	3	3	3	3	0
<i>Vicia cracca</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Общее покрытие	95	95	100	95	100	95	95	95	95
Число видов	18	13	16	14	18	15	19	17	15

Maianthemum bifolium, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea*. На вырубке заложены 2 пробные площади: ППП 15 (табл. 20), ППП 16 (табл. 21). Культуры ели созданы в 1990 г. крупномерными саженцами ели.

3.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Разнообразие растительных сообществ вырубок изучалось маршрутным методом по всей территории Карелии, охватывая все возможные лесорастительные условия. Выполнялись геоботанические описания 3–7-летних вырубок, по естественным выделам (пятнам растительности). Возраст вырубки определялся по комплексу признаков (Мелехов, 1954), наиболее точным (при отсутствии делячных столбов) показателем является возраст естественного возобновления хвойных пород, а также поросли осины и березы. При описании отмечалось проективное покрытие всех видов сосудистых растений, а также мхов и лишайников. Для древесных пород, вышедших из пространства травянистого яруса измерялась высота. Если в непосредственной близости к вырубке сохранилось сообщество, подобное вырубленному, то также выполнялось и его описание. С целью реконструкции временного (сукцессионного) ряда описывались все сообщества, различающиеся по времени рубки, в пределах однородной территории. При описании учитывался рельеф, экспозиция склона, направление почвенных изменений и причины, их вызывающие, антропогенное и зоогенное, влияние. Делались почвенные описания на наиболее характерных участках³.

Собственные материалы были дополнены анализом архивных материалов, содержащих описания растительных сообществ вырубок, выполненные в 1958–1981 гг. В.С. Вороновой и Н.И. Ронконен при проработке бюджетных и хозяйственных тем Института леса Карельского филиала АН СССР (руководители исследований – М.Л. Раменская и В.И. Шубин).

Анализ ценофлоры⁴ вырубок предваряется аннотированным списком, включающим все виды дикорастущих сосудистых растений (аборигенных и адвентивных, в том числе дичающих культивируемых), зарегистрированных на данный момент (2004 г.) на вырубках Карелии. Флористическая сводка основана на полевых

³ Почвенные описания выполнялись сотрудниками лаборатории лесного почвоведения и микробиологии Института леса Н.Г. Федорец и Ю.Н. Ткаченко.

⁴ Полная территориальная совокупность видов растений одноклассных сообществ (Юрцев, Камелин, 1987), в данном случае – совокупность видов сосудистых растений вырубок Карелии.

исследованиях автора (1994–2004 гг.) и архивных материалах (описания В.С. Вороновой и Н.И. Ронконен). Семейства в списке расположены в порядке системы А. Энглера, роды внутри семейств и виды внутри родов – в алфавитном порядке. Для таксонов всех рангов приводится сквозная нумерация. Для каждого вида приводится следующая информация: жизненная форма (по системе И.Г. Серебрякова (1962) с дополнениями (Кучеров и др., 2000)); тип ареала в системе биогеографических координат (долготная и широтная характеристики); перечень типичных местообитаний; особенности распространения и встречаемость на территории Карелии (Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000); встречаемость на вырубках со следующим диапазоном градаций встречаемости: единично (1–3 нахождения) – редко (встречены не более, чем в 1/3 описаний вырубков в обычных для вида экотопах) – часто (встречены более, чем в 1/3 описаний вырубков в обычных для вида экотопах) – повсеместно (встречены в большинстве описаний вырубков в нескольких экотопах). Кроме того, отмечены апофиты (аборигенные виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям) и заносные виды.

Анализ ценофлоры вырубков включал исследование таксономической и типологической (географической, эколого-ценотической) структур по общепринятым методикам (Программы ..., 1987).

Кроме этого была исследована ЛФ “Пильмасозеро” на территории Водлозерского ландшафтного района (подзона средней тайги, юго-восточная Карелия) (рис. 5), где были выполнены описания сообществ всех вырубков (всего 31). Для каждого вида отмечалась принадлежность к типам сообществ на территории ЛФ и его реакция на рубку древостоя.

Все описания вырубков, как выполненные автором так и полученные из архивных материалов, в общей сложности более 700, использовались при разработке классификации растительных сообществ вырубков. Классифицирование по методу Браун-Бланке описано В.Д. Александровой (1969), кластерный анализ реализован в прикладном пакете программ Statistica 6.0.

Понимание разнообразия как функции количества видов и равномерности распределения особей по гидам (Одум, 1975) делает его одним из наиболее важных характеристик структуры сообщества. Разнообразие сообщества связывают с варьированием среды, почвенным богатством, взаимоотношением растений, стадией сукцессии. Безусловно, все эти факторы перекрываются, и зачастую причины изменения структуры сообщества трудно поддаются интерпретации. Для количественного выражения разнообразия существует множество показателей, наиболее часто используемыми являются индексы Симпсона, Шэннона, Пиелу

(Уиттекер, 1980; Федоров, Гильманов, 1980). В работе использовался ПР Симпсона так как величина его изменяется от 0 до 1, что делает его несколько более удобным в использовании.

Исследователи взаимоотношений растений часто применяют экспериментальные методы (Landhausser, Lieffers, 1994; Miller, 1994; Павлов и др., 1998; Работнов, 1998; Damgaard, 1998), в то же время любой эксперимент проходит либо в искусственно созданной среде, либо в сильно измененной естественной. Поэтому интерпретация результатов экспериментов по изучению взаимоотношения растений часто затруднена и неоднозначна. Другой вариант – это наблюдение за изменением растительных сообществ в пространстве и во времени (Титов, Шереметьев, 1984; Maarel et al., 1995; Маслов, 1996). Пространственное группирование растений может указывать на положительные или отрицательные связи видов; здесь важная роль отводится статистическим методам, поэтому предполагается большое число описаний. Возможны также случаи, когда интерпретация результатов затруднена – положительная сопряженность, как правило, является следствием одинаковой реакции видов на факторы среды и группирования растений в благоприятных для роста местах (Крышень, 1994). Еще один способ – наблюдение растительного сообщества в динамике, что позволяет определить исход конкурентной борьбы по взаимному изменению обилий видов; применение данного метода ограничивается временными рамками. В этом случае могут быть полезными сведения по вторичным сообществам, особенно на начальных этапах восстановления растительности, когда изменения происходят достаточно быстро. Все методы дополняют друг друга и идеальным вариантом могло бы быть одновременное их применение, но, к сожалению, это редко бывает возможным в естественных условиях.

Для изучения взаимоотношений растений на трех вырубках (I, IV, VI) в условиях ельников черничных в Южной Карелии, на ППП размером 1000 – 2000 кв. м, на 220 площадках, в первые 5 лет после рубки проводились ежегодные описания растительности (с учетом видового состава, проективного покрытия и высоты). Площадки привязывались к саженцам ели и представляли собой круг с радиусом 0,5 м от саженца. Проведение учетов проводилось таким образом, чтобы возможно меньше повреждать напочвенный покров. Полученные за несколько лет на большом количестве площадок данные позволили рассмотреть сопряженное изменение обилия доминантов напочвенного покрова в зоне влияния ели. Ценностью полученного материала являются долговременность наблюдений, позволяющие рассматривать взаимоотношения растений в динамике – результатом конкурентной борьбы является угнетение или вытеснение одного из конкурирующих видов.

Из всего массива наблюдений использовались изменения обилия доминирующих видов и групп видов только с 3-го по 5-й год, так как в первые годы идет интенсивное распространение видов на освободившееся место, которого еще достаточно. В этот момент трудно выявить характер взаимоотношений видов, поскольку обилие большинства доминирующих видов увеличивается. К 3-му году на большинстве ППП проективное покрытие достигло максимума (близко к 100%). В этом случае дальнейшая экспансия вида могла происходить только в случае вытеснения другого вида или группы видов. В первую очередь нас интересовали взаимоотношения доминирующих на вырубках травянистых многолетников: *Calamagrostis arundinacea*, *Avenella flexuosa*, *Agrostis tenuis*, *Chamaenerion angustifolium*. В то же время они произрастали в окружении множества других травянистых и древесных видов, проективное покрытие каждого из которых было незначительным. Все другие травянистые виды были объединены в одну группу и обозначены как “другие” виды, а древесные растения – в группу “древесные”. Две последние группы видов принимались во внимание только при интерпретации результатов взаимодействия указанных выше доминантов растительного покрова.

При исследовании межвидовой сопряженности использовалась 9-польная таблица, т.е. изменение покрытия каждого вида было разбито на три класса: 1) проективное покрытие уменьшилось, 2) покрытие вида не изменилось и 3) проективное покрытие увеличилось. Достоверность взаимодействия видов определялась с помощью χ^2 (Василевич, 1969). Уровень значимости χ^2 определялся по А.К. Митропольскому (1969). Далее в исследуемых парах видов (групп видов) рассматривались следующие ситуации: 1) первый вид увеличивает проективное покрытие⁵, а второй снижает и наоборот – ситуации, показывающие, что один из видов может являться фактором, снижающим обилие другого вида; 2) покрытие обоих видов возросло – свидетельствует об их высокой активности в данных условиях; 3) покрытие обоих снизилось – может свидетельствовать об одинаковой отрицательной реакции видов на фактор или факторы, в том числе влияние других видов или групп видов. Другие комбинации изменений проективных покрытий отнесены в категорию “независимое варьирование”, т.е. сюда отнесены описания, в которых обилие одного или обоих видов не изменялись (в том числе, если один из видов отсутствовал).

По отношению к конкретному виду обилия всех других видов можно рассматривать как факторы окружающей среды, поэтому

⁵ Учитывались изменения проективного покрытия не менее 10%, меньшее изменение может являться глазомерной ошибкой.

для изучения взаимоотношения растений возможно применение дисперсионного анализа, результаты которого сопоставлялись с данными по сопряженному изменению проективного покрытия. Использовался критерий Фишера (по мнению R.R. Sokal и F.J. Rohlf (1981) использование F-критерия дает ошибку только в случае очень асимметричного распределения), но для контроля был проведен анализ с использованием критерия Kruskal-Wallis (Sokal, Rohlf, 1981).

Для интерпретации результатов исследований по взаимоотношениям растений привлекались данные факторного анализа распределения описаний 20 ППП.

Одним из методов изучения конкурентоспособности видов является использование видов-фитомеров (Gaudet, Keddy, 1988), и заключается он в оценке их реакции (изменении различных параметров) под воздействием различных видов. Такими растениями в наших исследованиях выступали саженцы ели. Влияние травянистой и древесной растительности на рост саженцев ели изучалось на трех вырубках вторичных ельников черничных – I, IV, VI. На опытных участках в 1990 году была произведена посадка пятилетних (3 года в посевном отделении питомника + 2 года в “школе”) саженцев ели. На этих рубках ежегодно проводилось описание растительности (проективное покрытие и высота) в радиусе 0,5 м от саженца с одновременным измерением прироста в высоту. Кроме этого, дважды, в 1991 и 1994 гг., проводились замеры других показателей роста саженца: высоты, диаметра и ширины кроны. Ежегодные измерения не проводились, так как они могли привести, хотя и к неумышленному и незначительному, но все-таки уходу за культурами, отсутствие которого предполагалось при постановке опыта. Таким образом, имелись ежегодные данные о приросте ели в высоту и данные по диаметру и ширине кроны за два года для 220 саженцев ели, произрастающих на трех различных рубках. Проведенный корреляционный анализ показал сильную прямолинейную связь прироста в высоту со всеми показателями роста (уровень значимости не превышал 1%), что позволило в дальнейшем оперировать только приростом в высоту. Прирост в высоту больше подвержен влиянию факторов среды (заморозки, механические повреждения и др.), которые в значительной степени могут определяться влиянием окружающей растительности. При измерении прироста по диаметру возможны случайные ошибки, вызванные неточностью метода. При небольших величинах (средний прирост по диаметру саженцев ели за три года равнялся 3,7 мм) даже незначительное смещение по высоте или неровности стволика могут дать ошибку более 10%. Для оценки влияния трав на прирост в высоту саженцев ели применялись дисперсионный и регрессионный анализы.

С целью выработки рабочей гипотезы о механизмах формирования структуры растительного сообщества вырубки был выполнен факторный анализ (Миркин, Розенберг, 1977; Иберла, 1980; Харин, 1992). Переменными являлись описания 20 ППП в 1990, 1994, 1998 и 2003 гг. Промежуточные (между этими годами) описания не использовались, так как это значительно затруднило бы интерпретацию результатов, тем более что изменения, происходящие в напочвенном покрове в течение 1 года, не могут позволить выявить тенденции развития и в значительной степени отражают случайные процессы, погодные условия и возможные ошибки глазомерного учета. В характеристике переменных участвовали виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Avenella flexuosa*, *Agrostis tenuis*, *Chamaenerion angustifolium*. Все остальные виды были объединены в группы по эколого-ценотическим признакам: синантропные, среди которых преобладали растения, обитающие преимущественно на с/х полях и занесенные на вырубки с техникой или с посадочным материалом; таежное мелкотравье и лесные кустарнички – в большинстве это виды, свойственные коренным ельникам черничным; луговые виды и виды, обитающие под пологом смешанных лесов; а также была выделена группа древесных растений.

Также для формирования гипотезы о влиянии временного и пространственного факторов на структуру сообщества и оценки вклада вида в варьирование сообщества по указанным факторам был применен метод, разработанный В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (1977) на алгоритме дисперсионного анализа. Описания всех ППП за все годы были сгруппированы по грациям факторов: возрасту вырубок, количеству осадков в летние месяцы, расположению (с группированием по вырубкам для исключения антропогенного влияния и без группирования по вырубкам). Далее рассчитывались квадраты расстояний (R) всех объектов (среднего обилия видов в объединенных по различным грациям фактора массивах описаний) от среднего (среднего обилия вида в обобщенном массиве). Далее, интерпретируя R -квадрат, как квадрат отклонения, вычисления проводились по схеме дисперсионного анализа. Метод был апробирован ранее в исследованиях на лесных питомниках (Крышень, 1993).

3.3. НОМЕНКЛАТУРА

Названия сосудистых растений приводятся в основном по сводке С.К. Черепанова (1995), мхов и лишайников – по определителю А.В. Домбровского и Р.Н. Шляковой (1967).

ЦЕНОФЛОРА ВЫРУБОК КАРЕЛИИ

Геоботаническое исследование территории или типа растительности невозможно без составления списка видов растений. Флора – это понятие территориальное и обозначает множество видов растений в контуре, выделенном по естественным рубежам или произвольно (Толмачев, 1974). Иерархия естественных флор продолжается парциальными (частичными) флорами, выделяемыми по различным признакам. Для обозначения совокупности видов однотипных сообществ определенной территории принято использовать термин ценофлора (Юрцев, Камелин, 1987; Гнатюк, Крышень, 2005). Задачи флористических исследований (Программы ..., 1987) применительно к цели нашей работы можно сформулировать в виде следующих вопросов: каков потенциальный видовой состав растительных сообществ вырубок? и каковы закономерности формирования видового состава вырубок? В главе приводится аннотированный список сосудистых растений вырубок Карелии и проводится его таксономический и типологический анализ. Типологический анализ включает исследование географической и эколого-ценотической структур ценофлоры вырубок.

4.1. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВЫРУБОК КАРЕЛИИ

В конспект ценофлоры включены все виды (а также гибриды) дикорастущих сосудистых растений (аборигенных и адвентивных, в том числе дичающих культивируемых), зарегистрированных на 2005 г. на вырубках Карелии.

ОТДЕЛ I. POLYPODIOPHYTA (PTERIDOPHYTA) – ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ

К Л А С С 1. POLYPODIOPSIDA – ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

С Е М. 1. ATHYRIACEAE CHING. – КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ

Р о д 1. *Athyrium* Roth – Кочедыжник

1. *A. filix-femina* (L.) Roth – **К. женский**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые и логовые леса. В подзоне средней тайги – обыкновенно, в северной – реже; на вырубках – единично.

Р о д 2. *Gymnocarpium* Newm. – Голокучник

2. *G. dryopteris* (L.) Newm. – **Г. трехраздельный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках (как правило, производных лесов) – часто.

С Е М. 2. DRYOPTERIDACEAE CHING – ЩИТОВНИКОВЫЕ

Р о д 3. *Dryopteris* Adans. – Щитовник

3. *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs – **Щ. картузианский**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

4. *D. expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy – **Щ. распростертый**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный европейский. Незаболоченные леса. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

5. *D. filix-mas* (L.) Schott – **Щ. мужской**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Леса на относительно богатых почвах, затененные скалы. По всей территории, в подзоне средней тайги – часто; на вырубках – единично.

С Е М. 3. THELYPTERIDACEAE PICHI SERMOLLI – ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ

Р о д 4. *Phegopteris* (C. Presl) Fee – Фегонтерис

6. *P. connectilis* (Michx.) Watt – **Ф. связывающий**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный циркумполярный. Сырые и заболоченные леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – единично.

Р о д 5. *Pteridium* Gled. ex Scop. – Орляк

7. *P. aquilinum* (L.) Kuhn – **О. обыкновенный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный циркумполярный, почти космополитный. Сухие сосновые и мелколиственные леса. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

Р о д 6. *Polypodium* L. – Многоножка

8. *P. vulgare* L. – **М. обыкновенная**. Травянистый короткорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. На замшелых скалах и валунах. По всей территории, в средней тайге – часто; на вырубках – единично.

ОТДЕЛ II. EUISETOPHYTA – ХВОЩЕОБРАЗНЫЕ

К Л А С С 2. EUISETOPSIDA – ХВОЩЕВИДНЫЕ

Р о д 7. *Equisetum* L. – Хвощ

9. *E. arvense* L. – **Х. полевой**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный циркумполярный. Леса, песчаные отмели и пески нарушенных местообитаний, болота. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – редко.

10. *E. fluviatile* L. – **Х. топяной**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Гипоарктобореальный циркумполярный. Берега озер, рек, мелководья, топяные болота. По всей территории – обыкновенно и обильно; на вырубках (по краю болот) – редко.

11. *E. pratense* L. – **Х. луговой**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Леса, луга, долины рек. Бореальный циркумполярный. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

12. *E. sylvaticum* L. – **Х. лесной**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые леса. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – часто, на участках вторичного заболачивания может доминировать.

ОТДЕЛ III. LYCOPODIOPHYTA – ПЛАУНООБРАЗНЫЕ

К Л А С С 3. LYCOPODIOPSIDA – ПЛАУНОВИДНЫЕ

С Е М. 7. LYCOPODIACEAE BEAUV. EX MIRB. – ПЛАУНОВЫЕ

Р о д 8. *Diphasiastrum* Holub. – Дифазиаструм

3. *D. complanatum* (L.) – Д. сплюснутый. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Сухие сосновые леса. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

Р о д 9. *Lycopodium* L. – Плаун

14. *L. annotinum* L. – П. годичный. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

ОТДЕЛ IV. PINOPHYTA (GYMNOSPERMATOPHYTA) – ГОЛОСЕМЕННЫЕ

К Л А С С 4. PINOPSIDA – ХВОЙНЫЕ

С Е М. 8. PINACEAE LINDL. – СОСНОВЫЕ

Р о д 10. *Picea* A. Dietr. – Ель

15. *P. abies* (L.) Karst. – Е. европейская. Высокорослое одноствольное вечнозеленое дерево. Бореальный европейский. Лесообразующая порода подзоны средней тайги; на вырубках – повсеместно (в подзоне средней тайги).

16. *P. obovata* Ledeb. – Е. сибирская. Высокорослое одноствольное вечнозеленое дерево. Бореальный восточно-евроазиатский. Лесообразующая порода подзоны северной тайги; на вырубках – повсеместно (в подзоне северной тайги).

Р о д 11. *Pinus* L. – Сосна

17. *P. sylvestris* L. – С. обыкновенная. Высокорослое одноствольное вечнозеленое дерево. Плюризональный евроазиатский. Сухие и бедные почвы, болота. Лесообразующая порода. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно.

С Е М. 9. CUPRESSACEAE BARTL. – КИПАРИСОВЫЕ

Р о д 12. *Juniperus* L. – Можжевельник

18. *J. communis* L. – М. обыкновенный. Вечнозеленый кустарник. Бореальный циркумполярный. Леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

ОТДЕЛ V. MAGNOLIOPHYTA (ANGIOSPERMATOPHYTA) – ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

К Л А С С 5. LILIOPSIDA (MONOCOTYLEDONOPSIDA) – ОДНОДОЛЬНЫЕ

С Е М. 10. TYPHACEAE JUSS. – РОГОЗОВЫЕ

Р о д 13. *Typha* L. – Рогоз

19. *T. latifolia* L. – **Р. широколистный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плуризональный циркумполярный. Канавы, сырые обочины дорог. Апофит. Распространен преимущественно в подзоне средней тайги, но активно продвигается на север; на вырубках – единично, на юге Карелии – по краям непересыхающих луж.

С Е М. 11. POACEAE BARNHART – МЯТЛИКОВЫЕ

Р о д 14. *Agrostis* L. – Полевица

2. *A. stolonifera* L. – **П. побегообразующая**. Травянистый рыхлодерновинный надземностолонный многолетник. Бореальный евроазиатский. Берега водоемов, у воды. По всей территории: в средней тайге – редко, в северной – очень редко; на вырубках – единично.

21. *A. tenuis* Sibth. – **П. тонкая** (обыкновенная). Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, кустарники, обочины дорог. Апофит. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках в подзоне средней тайги – часто, иногда доминирует.

Р о д 15. *Alopecurus* L. – Лисохвост

22. *A. aequalis* Sobol. – **Л. равный**. Травянистый однолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые луга и берега, сырые лесные и полевые дороги, окрайки болот и топкие места по ручьям (почуводные формы). Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

23. *A. pratensis* L. – **Л. луговой**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. На естественных местообитаниях (влажные луга, берега) – только у южной границы Карелии, на остальной территории – по обочинам дорог, канавам, довольно часто. Апофит. На вырубках – единично.

Р о д 16. Anthoxanthum L. – Пахучеколосник
(Душистый колосок)

24. *A. odoratum* L. – **П. обыкновенный**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евросибирский. Суходольные луга, незаболоченные леса, мелкокося, кустарники. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 17. Avenella Drej. – Авенелла

25. *A. flexuosa* (L.) Drej. (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur) – **А. извилистая**. Травянистый плотнодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса, вырубки, гары, сухие луга, пустоши. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, часто доминирует.

Р о д 18. Calamagrostis Adans. – Вейник

26. *C. arundinacea* (L.) Roth – **В. лесной**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евросибирский. Незаболоченные травянистые леса, вырубки. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – повсеместно, в средней тайге часто доминирует, в северной тайге может доминировать только на вырубках производных лесов, на богатых почвах.

27. *C. canescens* (Web.) Roth – **В. седеющий** (сероватый). Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евро-сибирский. Осоковые и лесные болота, заболоченные берега. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках (на заболоченных участках) – редко.

28. *C. epigeios* (L.) Roth – **В. наземный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Сухие леса, вырубки, песчаные берега рек и озер, окрайки болот, насыпи, обочины дорог. Апофит. По всей территории Карелии – часто; на вырубках в северной тайге – редко, в средней тайге – чаще, иногда доминирует.

29. *C. phragmitoides* C. Hartm. – **В. тростниковидный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный еврозапад-носибирский. Осоковые и лесные болота, заболоченные берега рек и озер. По всей территории – обыкновенно; на вырубках в северной тайге – редко, в средней тайге – чаще, доминирует на заболоченных вырубках с богатыми почвами или на участках с точным увлажнением.

Р о д 19. *Dactylis* L. – Ежа

30. ***D. glomerata* L. – Е. сборная.** Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Плюризональный евроазиатский. Незаболоченные кустарники и луга, опушки, залежи. Апофит. Распространен преимущественно в подзоне средней тайги; на вырубках – редко (на юге Карелии).

Р о д 20. *Deschampsia* Beauv. – Луговик

31. ***D. cespitosa* (L.) Beauv. – Л. дернистый (щучка).** Травянистый плотнодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые луга, кустарники, травянистые леса. Апофит. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – редко, в основном на юге Карелии, может доминировать в условиях ельников кисличных.

Р о д 21. *Elymus* L. – Пырейник

32. ***E. caninus* (L.) L. – П. собачий.** Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Травянистые леса, опушки, кустарники, облесенные берега рек и ручьев, морское побережье. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

Р о д 22. *Elytrigia* Desv. – Пырей

33. ***E. repens* (L.) Nevski – П. ползучий.** Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный евроазиатский. Приморские отмели (естественные местообитания), обочины дорог, пустыри, у жилищ. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко, как правило, заносится с посадочным материалом.

Р о д 23. *Melica* L. – Перловник

34. ***M. nutans* L. – П. поникающий.** Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный евроазиатский. Травянистые леса. По всей территории – довольно часто; на вырубках – часто.

Р о д 24. *Milium* L. – Бор

35. ***M. effusum* L. – Б. развесистый.** Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный циркумполярный. Травянистые леса (березняки, ельники), кустарники. По всей территории – часто; на вырубках – редко, преимущественно в южной Карелии.

Р о д 25. Phalaroides N.M. Wolf – Двуклесточник

36. *P. arundinacea* (L.) Rauschert – **Д. тростниковый**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный циркумполярный. Берега рек и ручьев, аллювиальные отмели. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

Р о д 26. Phleum L. – Тимофеевка

37. *P. pratense* L. – **Т. луговая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, кустарники, залежи, придорожные склоны и обочины. Апофит. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

Р о д 27. Phragmites Adans. – Тростник

38. *P. australis* (Cav.) Trin. ex Steud. – **Т. южный** (обыкновенный). Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный циркумполярный, почти космополитный. Мелководья озер и рек, лесные болота, морской берег. По всей территории – обыкновенно и обильно; на вырубках – единично.

Р о д 28. Poa L. – Мятлик

39. *P. annua* L. – **М. однолетний**. Травянистый однолетник. Плюризональный циркумполярный, почти космополитный. Вероятно, является элементом аборигенной флоры только у южной границы Карелии (Раменская, 1983), на остальной территории (устроений, по дорогам, пустырям) – обыкновенно. Апофит. На вырубках – единично.

40. *P. pratensis* L. – **М. луговой**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Луга, болота, леса, обочины дорог. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

41. *P. trivialis* L. – **М. обыкновенный**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, берега, вырубки, устроений. Апофит. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

С Е М. 12. CYPERACEAE JUSS. – СОКОВЫЕ

Р о д 29. Carex L. – Осока

42. *C. acuta* L. – **О. острая**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Осоковые болота, берега рек и озер. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

43. *C. brunnescens* (Pers.) Poir. – **О. буроватая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Хвойные и смешанные леса, вырубки, берега, болота, скалы. По всей территории – часто; на вырубках – повсеместно, часто доминирует.

44. *C. cespitosa* L. – **О. дернистая**. Травянистый плотнодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Осоковые болота, заболоченные леса, кустарники и луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

45. *C. cinerea* Poll. – **О. пепельно-серая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые луга, сырые и заболоченные леса, берега, канавы. По всей территории – обыкновенно, иногда обильно; на вырубках – повсеместно, часто доминирует.

46. *C. digitata* L. – **О. пальчатая**. Травянистый плотнодерновинный многолетник. Неморальный еврозападносибирский. Незаболоченные леса. Подзона средней тайги – часто; на вырубках – редко.

47. *C. echinata* Murr. – **О. ежисто-колючая** (мягкоигольчатая). Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореонеморальный амфиатлантический. Сырые луга, кустарники, леса. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

48. *C. elongata* L. – **О. удлиненная**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Сырые леса, опушки, кустарники, берега. Преимущественно в подзоне средней тайги – часто; на вырубках – редко.

49. *C. flava* L. – **О. желтая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный разорвано-циркумполярный. Сырые луга, кустарники, заболоченные леса, берега ручьев. По всей территории: в средней тайге – часто, к северу реже; на вырубках – редко.

50. *C. globularis* L. – **О. шариковидная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Заболоченные леса, кустарники, окраины болот, вырубки. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – повсеместно, иногда доминирует.

51. *C. loliacea* L. – **О. плевельная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Заболоченные еловые и смешанные леса, осоково-сфагновые болота. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

52. *C. nigra* (L.) Reichard – **О. черная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Плюризональный евросибирский. Сырые и заболоченные луга, болота, кустарники, берега. По

всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – редко.

53. *C. ovalis* Gooden. (*C. leporina* L.) – **О. заячья**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Суходольные луга, залежи, у дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу реже; на вырубках – повсеместно.

54. *C. pallescens* L. – **О. бледноватая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Травянистые леса, кустарники, незаболоченные луга. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу реже; на вырубках – редко.

55. *C. paupercula* Michx. – **О. заливная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Топяные и сфагновые болота, заболоченные берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

56. *C. rhynchophysa* C.A. Mey. – **О. вздутоносая**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Заболоченные леса и кустарники, берега. По всей территории: в средней тайге – довольно часто, к северу – редко; на вырубках – единично.

57. *C. rostrata* Stokes – **О. вздутая**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Болота, заболоченные леса, кустарники, луга, берега. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – единично.

58. *C. vesicaria* L. – **О. пузырчатая**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Осоковые болота, берега, заболоченные луга. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

Р о д 30. *Eriophorum* L. – Пушица

59. *E. vaginatum* L. – **П. влагалищная**. Травянистый плотнодерновинный многолетник. Гипоарктический циркумполярный. Сфагново-осоковые и сфагновые болота, заболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – редко.

Р о д 31. *Scirpus* L. – Камыш

60. *S. sylvaticus* L. – **К. лесной**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые берега водоемов, сырые лесные опушки. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, в северной – редко; на вырубках – редко.

Р о д 32. *Juncus* L. – Ситник

61. *J. bufonius* L. s.l. – **С. жабий**. Травянистый кистекорневой дернистый однолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые луга, дороги, канавы, поля. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – часто.

62. *J. conglomeratus* L. – **С. скученный**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Плюризональный еврозападносибирский. Сырые обочины дорог, канавы. Апофит. Преимущественно в подзоне средней тайги – часто; на вырубках – редко.

63. *J. effusus* L. – **С. развесистый**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Плюризональный еврозападносибирский. Сырые обочины дорог, канавы. Апофит. Распространен главным образом в южных районах Карелии; на вырубках – редко.

64. *J. filiformis* L. – **С. нитевидный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Заболоченные луга, берега, болота. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – часто, иногда доминирует.

65. *J. nodulosus* Wahlenb. – **С. узловатый**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Береговые отмели разного типа, болота, канавы, обочины. Апофит. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

Р о д 33. *Luzula* DC. – Ожика

66. *L. multiflora* (Retz.) Lej. – **О. многоцветковая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Мелколесье, кустарники, незаболоченные луга, вырубки. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

67. *L. pallidula* Kirschner (*L. pallescens* auct.) – **О. бледноватая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, песчаные отмели. Апофит. По всей территории – довольно редко; на вырубках – единично.

68. *L. pilosa* (L.) Willd. – **О. волосистая**. Травянистый рыхлодерновинный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса, кустарники, вырубки. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно.

Р о д 34. *Convallaria* L. – Ландыш

69. *C. majalis* L. – **Л. майский**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный европейский. Незаболоченные леса. Преимущественно в подзоне средней тайги – часто; на вырубках в средней тайге – часто, севернее – единично.

Р о д 35. *Maianthemum* Wigg. – Майник

70. *M. bifolium* (L.) F.W. Schmidt – **М. двулистный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – повсеместно.

С Е М. 15. TRILLIACEAE LINDL. – ТРИЛЛИЕВЫЕ

Р о д 36. *Paris* L. – Вороний глаз

71. *P. quadrifolia* L. – **В. г. четырехлистный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Незаболоченные леса. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

С Е М. 16. ORCHIDACEAE JUSS. – ОРХИДНЫЕ

Р о д 37. *Dactylorhiza* Nevski – Пальчатокоренник, ятрышник

72. *D. maculata* (L.) Soó – **П. пятнистый**. Травянистый корнеклубневый многолетник. Бореальный евросибирский. Заболоченные леса, кустарники, берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 38. *Epipactis* Zinn – Дремлик

73. *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (*E. latifolia* (L.) All.) – **Д. широколистный**. Травянистый короткорневищный многолетник. Неморальный евроазиатский. Незаболоченные смешанные леса. Подзона средней тайги – довольно редко; на вырубках – единично.

Р о д 39. *Platanthera* Rich. – Любка

74. *P. bifolia* (L.) Rich. – **Л. двулистная**. Травянистый корнеклубневый многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Сырые леса, опушки, кустарники. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

К Л А С С 6. MAGNOLIOPSIDA (DICOTYLEDONOPSIDA) – ДВУДОЛЬНЫЕ

С Е М. 17. SALICACEAE MIRB. – ИВОВЫЕ

Р о д 40. *Populus* L. – Тополь

75. *P. tremula* L. – **Т. дрожащий, осина**. Высокорослое одноствольное листопадное дерево. Бореальный евроазиатский. Как примесь во всех типах лесов на хорошо дренированных почвах;

вырубки, гари. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, часто доминирует.

Р о д 41. *Salix* L. – Ива

76. *S. aurita* L. – **И. ушастая**. Листопадный кустарник. Бореальный европейский. Заболоченные леса, кустарники, луга, вдоль дорог. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

77. *S. caprea* L. – **И. козья**. Низкорослое многоствольное листопадное дерево. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные леса, вырубки, у дорог. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, разрастается из подлеска и часто доминирует.

78. *S. cinerea* L. – **И. пепельная**. Листопадный кустарник. Бореальный евроазиатский. Сырые луга, вырубки, кустарники, берега рек. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

79. *S. myrsinifolia* Salisb. – **И. миртолистная** (чернеющая). Листопадный кустарник. Бореальный евросибирский. Леса, ивняки, окрайки болот, берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

80. *S. myrtilloides* L. – **И. черниковидная**. Листопадный кустарничек. Бореальный евроазиатский. Осоковые и сфагново-осоковые болота, заболоченные леса. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

81. *S. phylicifolia* L. – **И. филиколистная**. Листопадный кустарник. Гипоарктобореальный евросибирский. Берега, сырые кустарники, леса. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, на влажных почвах часто доминирует.

С Е М. 18. BETULACEAE S.F. GRAY – БЕРЕЗОВЫЕ

Р о д 42. *Alnus* Mill. – Ольха

82. *A. incana* (L.) Moench – **О. серая**. Низкорослое одноствольное листопадное дерево. Бореальный еврозападносибирский. Леса, опушки, берега, сырые леса, кустарники. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – часто, часто доминирует

Р о д 43. *Betula* L. – Береза

83. *B. ppa* L. – **Б. карликовая**, ерник. Листопадный кустарник. Гипоарктический амфиатлантический. Болота, сырые и заболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках – редко.

84. *B. pendula* Roth – **Б. повислая**. Высокорослое одноствольное листопадное дерево. Бореальный евросибирский. Леса, мелколесья; лесообразующая порода. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – повсеместно, доминирует.

85. *B. pubescens* Ehrh. – **Б. пушистая**. Высокорослое одноствольное листопадное дерево. Бореальный евросибирский. Леса, облесенные болота; лесообразующая порода. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, доминирует.

С Е М. 19. URTICACEAE JUSS. – КРАПИВНЫЕ

Р о д 44. *Urtica* L. – Крапива

86. *U. dioica* L. – **К. двудомная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. В южных районах лесное. Вторичные леса на богатых почвах. В северной тайге заносное. Огороды, обочины дорог, близ жилищ, по сорным местам. По всей территории: в подзоне средней тайги – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко, на юге Карелии.

С Е М. 20. POLYGONACEAE JUSS. – ГРЕЧИШНЫЕ

Р о д 45. *Bistorta* Hill – Змеевик

87. *B. major* S. F. Gray (*Polygonum bistorta* L.). – **З. раковые шейки**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Гипоарктобореальный евросибирский. Сырые луга, кустарники. К востоку от Онежского озера и в Заонежье – обыкновенно, обильно, к западу – реже, в северной подзоне тайги – редко; на вырубках – редко.

Р о д 46. *Fallopia* Adans. – Гречишка

88. *F. convolvulus* (L.) A. Love – **Г. выюнковая**. Однолетник. Плуризональный циркумполярный. Заносное. Сорное на полях, у строений. Подзона средней тайги – часто; на вырубках – единично.

Р о д 47. *Rumex* L. – Щавель

89. *R. acetosa* L. – **Щ. кислый** (обыкновенный). Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный циркумполярный. Луга, кустарники, берега рек и озер, опушки. По всей территории, обыкновенно; на вырубках – редко.

90. *R. acetosella* L. – **Щ. малый** (щавелек). Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Плуризональный евроазиатский.

Луга, поля, дороги, пустоши, сорные места. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

91. *R. longifolius* DC. – **Щ. длиннолистный** (домашний). Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореальный евроазиатский. Луга, берега, окраины дорог, залежи. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

С Е М. 21. CHENOPODIACEAE VENT. – МАРЕВЫЕ

Р о д 48. *Chenopodium* L. – Марь

92. *C. album* L. – **М. белая**. Однолетник. Плюризональный почти космополитный. На полях, у селений, на огородах. Заносное. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

С Е М. 22. CARYOPHYLLACEAE JUSS. – ГВОЗДИЧНЫЕ

Р о д 49. *Coccyanthe* (Reichenb.) Reichenb. – Кукушкин цвет

93. *C. flos-cuculi* (L.) Fourg. (*Coronaria flos-cuculi* (L.) R. Br.) – **К. ц. обыкновенный** (горюцвет кукушкин цвет). Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореальный евроазиатский. Сырые луга. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 50. *Oberna* Adans. – Хлопушка

94. *O. behen* (L.) Ikonn. (*Silene vulgaris* (Moench) Garcke) – **Х. обыкновенная**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Плюризональный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, поля, огороды, у дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 51. *Spergula* L. – Торица

95. *S. arvensis* L. – **Т. полевая**. Однолетник. Бореальный циркумполярный. Сорное на полях, огородах. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко, заносится с посадочным материалом.

Р о д 52. *Stellaria* L. – Звездчатка

96. *S. graminea* L. – **З. злаковидная**. Травянистый надземно-ползучий длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, травянистые леса, кустарники, берега, сорные места. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – часто.

97. *S. holostea* L. – **З. ланцетолистная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Неморальный еврозападносибирский. Травянистые леса, опушки. Распространен главным образом в южных районах Карелии; на вырубках – редко.

98. *S. media* (L.) Vill. – **З. средняя**, мокрица. Однолетник. Бореонеморальный циркумполярный. Сорное на полях, огородах, у селений. По всей территории – часто; на вырубках – единично.

99. *S. nemorum* L. – **З. дубравная**. Травянистый надземноползучий длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный европейский. Травянистые леса, кустарники. В самых южных районах – довольно часто, на остальной территории – редко; на вырубках – единично.

100. *S. palustris* Retz. – **З. болотная**. Травянистый надземноползучий длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Заболоченные луга, берега, осоковые болота. По всей территории: в средней тайге – довольно часто, севернее – редко; на вырубках – единично.

С Е М. 23. RANUNCULACEAE JUSS. – ЛЮТИКОВЫЕ

Р о д 53. *Aconitum* L. – Борец

101. *A. septentrionale* Koelle – **Б. северный**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный евросибирский. Логовые ельники, травянистые смешанные леса, кустарники. По всей территории: в средней тайге – часто, в северной – редко; на вырубках – редко.

Р о д 54. *Actaea* L. – Воронец

102. *A. spicata* L. – **В. колосистый**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Неморальный еврозападносибирский. Логовые и скальные ельники. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

Р о д 55. *Caltha* L. – Калужница

103. *C. palustris* L. – **К. болотная**. Травянистый надземностолонный короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сырые луга, кустарники, осоковые болота, берега водоемов, каналы. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 56. *Hepatica* L. – Печеночница

104. *H. nobilis* Mill. – **П. благородная**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Неморальный европейский. Северное Приладожье; на вырубках – единично.

Р о д 57. *Ranunculus* L. – Лютик

105. *R. acris* L. – **Л. едкий**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Луга, травянистые леса, кустарники, опушки, канавы, залежи, у селений. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

106. *R. auricomus* L. s. l. – **Л. золотистый**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Луга, кустарники, берега водоемов. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

107. *R. repens* L. – **Л. ползучий**. Травянистый надземностолонный короткокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Сырые луга, берега рек, леса, ивняки, канавы, у селений. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

Р о д 58. *Trollius* L. – Купальница

108. *T. europaeus* L. – **К. европейская**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Влажные луга, кустарники, опушки. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

С Е М. 24. BRASSICACEAE BURNETT (CRUCIFERAE JUSS.) –
КАПУСТНЫЕ (КРЕСТОЦВЕТНЫЕ)

Р о д 59. *Barbarea* R. Br. – Сурепка

109. *B. vulgaris* R.Br. (*B. arcuata* (Opiz ex J. et C.Presl) Reichenb.) – **С. обыкновенная**. Стержнекорневой монокарпический двулетник. Плюризональный европейский. Сырые луга, поля, залежи, по канавам, вдоль дорог. Апофит. Преимущественно в подзоне средней тайги; на вырубках – редко.

С Е М. 25. DROSERACEAE SALISB. – РОСЯНКОВЫЕ

Р о д 60. *Drosera* L. – Росянка

110. *D. rotundifolia* L. – **Р. круглолистная**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сфагновые болота среднего увлажнения, гряды и кочки болот. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – единично.

С Е М. 26. SAXIFRAGACEAE JUSS. – КАМНЕЛОМКОВЫЕ

Р о д 61. *Chrysosplenium* L. – Селезеночник

111. *Ch. alternifolium* L. – **С. очереднолистный**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный еврозападноси-

бирский. Сырые леса, берега рек и ручьев. Преимущественно в подзоне средней тайги – довольно часто, севернее – редко; на вырубках – редко.

С Е М. 27. GROSSULARIACEAE DC. – КРЫЖОВНИКОВЫЕ

Р о д 62. Ribes L. – Смородина

112. **R. nigrum L. – С. черная.** Листопадный кустарник. Бореальный евроазиатский. Логовые леса, берега лесных рек и ручьев. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

113. **R. spicatum Robson (R. pubescens (C. Hartm.) Hedl.) – С. колосистая.** Листопадный кустарник. Бореальный европейский. Логовые леса, берега лесных рек и ручьев. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

С Е М. 28. ROSACEAE JUSS. – РОЗОВЫЕ

Р о д 63. Alchemilla L. – Манжетка

114. **A. acutiloba Oriz – М. остролопастная (остроугольная).** Травянистый короткорневищный многолетник. Бореальный европейский. Разнотравные луга, залежи, у дорог. Апофит. Преимущественно в подзоне средней тайги – обыкновенно; на вырубках – часто.

Р о д 64. Comarum L. – Сабельник

115. **C. palustre L. – С. болотный.** Полукустарничек. Бореальный циркумполярный. Болота, заболоченные леса, кустарники, берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 65. Cotoneaster Medik. – Кизильник

116. **C. melanocarpus Fisch. ex Blytt – К. черноплодный.** Листопадный кустарник. Бореальный евроазиатский. Скалы. каменистые склоны. Преимущественно в подзоне средней тайги, в Приладожье и Заонежье – часто; на вырубках – единично.

Р о д 66. Filipendula Mill. – Таволга (Лабазник)

117. **F. ulmaria (L.) Maxim. – Т. вязолистная.** Травянистый короткорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Логовые леса, сырые берега, кустарники, приречные луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, на переувлажненных участках доминирует.

Р о д 67. *Fragaria* L. – Земляника

118. *F. vesca* L. – **З. лесная.** Травянистый надземностолонный многолетник. Бореальный евроазиатский. Поляны, кустарники, светлые незаболоченные леса, скалы, вырубки, приморские галечники, а также по железным дорогам. Апофит. По всей территории: в подзоне средней тайги – обычно, северной – довольно редко; на вырубках – часто.

Р о д 68. *Geum* L. – Гравилат

119. *G. rivale* L. – **Г. речной.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Сырые луга, леса, берега. По всей территории – часто; на вырубках – часто.

Р о д 69. *Padus* Hill – Черемуха

120. *P. avium* Mill. (*P. racemosa* (Lam.) Gilib.) – **Ч. обыкновенная.** Низкорослое многоствольное листопадное дерево. Бореальный евроазиатский. Логовые ельники, прибрежные кустарники, берега лесных ручьев. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

Р о д 70. *Potentilla* L. – Лапчатка

121. *P. erecta* L. Raeusch. – **Л. прямая,** калган. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Луга, опушки, берега, окраины болот. По всей территории, в средней подзоне тайги обыкновенно, севернее – реже; на вырубках – часто.

122. *P. intermedia* L. – **Л. средняя.** Монокарпический стержнекорневой двулетник. Бореальный европейский. Поля, обочины дорог. Заносное. По всей территории – довольно редко; на вырубках – единично.

123. *P. norvegica* L. – **Л. норвежская.** Монокарпический стержнекорневой двулетник. Поля, обочины дорог. Заносное. По всей территории, в средней подзоне тайги – довольно часто, севернее – реже; на вырубках – единично.

Р о д 71. *Rosa* L. – Шиповник

124. *R. acicularis* Lindl. – **Ш. иглистый.** Листопадный кустарник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса, опушки, берега лесных рек. По всей территории, в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

125. *R. majalis* Herzm. – **Ш. майский** (коричный). Листопадный кустарник. Бореальный евросибирский. Незаболоченные леса, берега лесных рек. По всей территории, обыкновенно; на вырубках – редко.

**Р о д 72. *Rubus* L. – Поляника. Морошка.
Малина. Костяника**

126. *R. arcticus* L. – **Поляника** (княженика). Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Гипоарктобореальный циркумполярный. Леса и окрайки болот, сырые берега, кустарники. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, иногда обильно.

127. *R. chamaemorus* L. – **Морошка** приземистая. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Гипоарктический циркумполярный. Сфагновые болота, заболоченные берега и леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

128. *R. idaeus* L. – **Малина** обыкновенная. Листопадный кустарник. Бореальный евроазиатский. Леса, мелколесья, вырубки, вдоль дорог. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, доминирует на участках, захламленных порубочными остатками, и у дорог.

129. *R. saxatilis* L. – **Костяника** каменистая. Травянистый надземностолонный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные травянистые леса, берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, часто обильно.

Р о д 73. *Sorbus* L. – Рябина

130. *S. aucuparia* L. – **Р. обыкновенная**. Низкорослое одноствольное листопадное дерево. Бореальный европейский. Незаболоченные леса, опушки, мелколесья. Обыкновенно. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – повсеместно, обильно, довольно часто доминирует.

С Е М. 29. FABACEAE LINDL. – БОБОВЫЕ

Р о д 74. *Lathyrus* L. – Чина

131. *L. pratensis* L. – **Ч. луговая**. Травянистый длиннокорневищный лиановидный многолетник. Бореальный евроазиатский. Луга, кустарники, опушки, берега. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

132. *L. vernus* (L.) Bernh. – **Ч. весенняя**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Неморальный еврозападносибир-

ский. Травянистые леса. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках в южной Карелии – часто, на остальной территории – единично.

Р о д 75. *Lupinus L.* – Люпин

133. *L. polyphyllus* Lindl. – **Л. многолистный**. Травянистый многолетник. Североамериканский. Культивируется как декоративное и дичает; на вырубках – единично, вводился в культуры ели как биомелиорант.

Р о д 76. *Trifolium L.* – Клевер

134. *T. pratense* L. – **К. луговой**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, залежи, окраины полей, вдоль дорог, у селений. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

135. *T. repens* L. (*Amoria repens* (L.) C. Presl) – **К. ползучий** (приоритетное название приводится по: Росков, 1989). Травянистый стелющийся стержнекорневой многолетник. Бореальный евроазиатский. Луга, пастбища, берега, вдоль дорог, у селений. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 77. *Vicia L.* – Горошек (Вика)

136. *V. cracca* L. – **Г. мышинный**. Травянистый длиннокорневищный лиановидный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, кустарники, берега, вдоль дорог, у селений. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

137. *V. sylvatica* L. – **Г. лесной**. Травянистый длиннокорневищный лиановидный многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Незаболоченные леса, опушки. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко

С Е М. 30. GERANIACEAE JUSS. – ГЕРАНИЕВЫЕ

Р о д 78. *Geranium L.* – Герань

138. *G. sylvaticum* L. – **Г. лесная**. Травянистый коротkokорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Леса, кустарники, луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, иногда (в средней тайге) обильно.

С Е М. 31. OXALIDACEAE R. BR. – КИСЛИЧНЫЕ

Р о д 79. *Oxalis* L. – Кислица

139. *O. acetosella* L. – **К. обыкновенная**. Травянистый подземно-столонный многолетник. Бореонеморальный циркумполярный. Незаболоченные еловые и мелколиственные леса. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – редко; на вырубках в южной Карелии – часто, на остальной территории – редко.

С Е М. 32. CALLITRICHACEAE LINK – БОЛОТНИКОВЫЕ

Р о д 80. *Callitriche* L. – Болотник

140. *C. palustris* L. (*C. verna* L.) – **Б. болотный** (обыкновенный). Однолетник. Плюризональный, почти космополитный. Мелководья со стоячей и слабопроточной водой, лужи, канавы. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – единично.

С Е М. 33. EMPETRACEAE S.F. GRAY – ВОДЯНИКОВЫЕ

Р о д 81. *Empetrum* L. – Водяника

141. *E. hermaphroditum* Hagerup – **В. обоеполая**. Вечнозеленый кустарничек. Гипоарктический еврозападносибирский. Леса, болота, скалы, тундры. По всей территории: на севере – обыкновенно, к югу – реже; на вырубках – часто, в северной тайге повсеместно, часто доминирует.

142. *E. nigrum* L. – **В. черная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный еврозападносибирский. Болота, скалы, леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, часто доминирует.

С Е М. 34. ACERACEAE JUSS. – КЛЕНОВЫЕ

Р о д 82. *Acer* L. – Клен

143. *A. platanoides* L. – **К. платановидный**. Высокорослое одностовольное листопадное дерево. Неморальный европейский. Распространен в южных районах. Травянистые леса. Южные районы Карелии, на вырубках – редко.

С Е М. 35. RHAMNACEAE JUSS. – КРУШИНОВЫЕ

Р о д 83. *Frangula* Mill. – Крушина

144. *F. alnus* Mill. – **К. ломкая**. Листопадный кустарник. Бореальный евроазиатский. Леса, кустарники, лесные болота, берега. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

Р о д 84. *Tilia* L. – Липа

145. *T. cordata* L. – **Л. сердцелистная**. Листопадное дерево или кустарник. Неморальный еврозападносибирский. Распространен в южных районах. Травянистые ельники, в подлеске. Подзона средней тайги – спорадически; на юго-западном побережье Онежского озера местами обильно; на вырубках – редко.

Р о д 85. *Hypericum* L. – Зверобой

146. *H. maculatum* Crantz – **З. четырехгранный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евросибирский. Опушки, незаболоченные луга, у селений. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – часто, иногда обильно.

Р о д 86. *Viola* L. – Фиалка

147. *V. arvensis* Murr. – **Ф. полевая**. Однолетник. Плюризональный евроазиатский. Заносное. Сорное на полях, вдоль дорог. По всей территории – часто; на вырубках – единично, заносится с посадочным материалом.

148. *V. canina* L. – **Ф. собачья**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный европейский. Луга, опушки, травянистые леса. Южные районы Карелии – часто; на вырубках – часто.

149. *V. epipsila* Ledeb. – **Ф. сверху голая**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Осоковые болота, заболоченные луга, кустарники, сырые леса. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

150. *V. nemoralis* Kutz. (*V. montana* auct. non L., *V. canina* L. subsp. *montana* (L.) C. Hartm.) – **Ф. дубравная** (приоритетное название приводится по Флора... 1996). Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Травянистые леса, кустарники, луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

151. *V. palustris* L. – **Ф. болотная**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный европейский. Заболоченные луга, кустарники, берега, леса. По всей территории: в подзоне средней тайги обыкновенно, севернее – довольно редко; на вырубках – единично.

152. *V. riviniana* Reichenb. – **Ф. Ривиниуса**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореонеморальный европейский. Тенистые сырые леса. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

153. *V. tricolor* L. – **Ф. трехцветная**. Однолетник. Бореонеморальный евроазиатский. Незаболоченные луга, скалы, поля. Апофит. По всей территории, в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

С Е М. 39. THYMELAEACEAE JUSS. – ВОЛЧЕЯГОДНИКОВЫЕ

Р о д 87. *Daphne* L. – Волчегородник

154. *D. mezereum* L. – **В. обыкновенный** (волчье лыко). Листопадный кустарник. Бореонеморальный еврозападносибирский. Травянистые и логовые леса. По всей территории: в средней тайге – часто, к северу – реже; на вырубках – редко.

С Е М. 40. ONAGRACEAE JUSS. – КИПРЕЙНЫЕ

Р о д 88. *Chamaenerion* Hill – Иван-чай

155. *C. angustifolium* (L.) Scop. – **И. узколистный**. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный циркумполярный. Травянистые леса, вырубки, гари, залежи, вдоль дорог. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, доминирует.

Р о д 89. *Epilobium* L. – Кипрей

156. *E. ciliatum* Rafin. (*E. adenocaulon* Hausskn., *E. rubescens* Rydb.) – **К. реснитчатый**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Североамериканский, заносный. Берега, вдоль дорог, у селений. Подзона средней тайги – редко; на вырубках – единично.

157. *E. palustre* L. – **К. болотный**. Травянистый надземностолонный многолетник. Бореальный циркумполярный. Осоковые болота, заболоченные луга, берега, леса. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

С Е М. 41. APIACEAE LINDL. (UMBELLIFERAE JUSS.)

СЕЛЬДЕРЕЙНЫЕ (ЗОНТИЧНЫЕ)

Р о д 90. *Aegopodium* L. – Сныть

158. *A. podagraria* L. – **С. обыкновенная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Неморальный евросибирский. Травянистые леса, обочины дорог, мусорные места, у жилья. Апофит. Южные районы Карелии – часто; на вырубках – редко, на самом юге может доминировать.

Р о д 91. *Angelica* L. – Дудник

159. *A. sylvestris* L. – Д. лесной. Травянистый монокарпический стержнекорневой многолетник. Бореальный евросибирский. Травянистые леса, кустарники, опушки, берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, иногда доминирует.

Р о д 92. *Anthriscus* Pers. – Купырь

160. *A. sylvestris* (L.) Hoffm. – К. лесной. Травянистый монокарпический стержнекорневой многолетник. Бореальный европейский. Опушки, кустарники, приречные леса, обочины дорог. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, иногда доминирует.

С Е М. 42. CORNACEAE DUMORT. – КИЗИЛОВЫЕ

Р о д 93. *Chamaepericlymenum* Hill – Дерен

161. *C. suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. – Д. шведский. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Гипоарктический амфиатлантический. Сырые леса, кустарники, вырубки. По всей территории: в подзоне северной тайги обыкновенно, в средней – довольно часто; на вырубках – редко.

С Е М. 43. PYROLACEAE DUMORT. – ГРУШАНКОВЫЕ

Р о д 94. *Moneses* Salib. – Одноцветка

162. *M. uniflora* (L.) A. Gray – О. обыкновенная. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный циркумполярный. Леса, окраины болот, кустарники. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

Р о д 95. *Orthilia* Rafin. – Ортилия

163. *O. secunda* (L.) House – О. однобокая. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса, реже кустарники. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках – часто.

Р о д 96. *Pyrola* L. – Грушанка

164. *P. minor* L. – Г. малая. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные и заболоченные леса, кустарники, засфагненные луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

165. *P. rotundifolia* L. – **Г. круглолистная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса. По всей территории – довольно часто; на вырубках – единично.

С Е М. 44. ERICACEAE JUSS. – ВЕРЕСКОВЫЕ

Р о д 97. *Andromeda* L. – Подбел, Андромеда

166. *A. polifolia* L. – **П. многолистный**. Вечнозеленый кустарничек. Гипоарктобореальный циркумполярный. Болота, заболоченные берега. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – часто.

Р о д 98. *Arctostaphylos* Adans. – Толокнянка

167. *A. uva-ursi* (L.) Spreng. – **Т. обыкновенная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Сухие сосняки, песчаные обнажения, скалы, дорожные насыпи. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

Р о д 99. *Calluna* Salisb. – Вереск

168. *C. vulgaris* (L.) Hull – **В. обыкновенный**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный амфиатлантический. Сухие сосняки, вырубки, пески. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто, в северной подзоне и на сухих песчаных вырубках в средней тайге часто доминирует.

Р о д 100. *Chamaedaphne* Moench – Хамедафна (Кассандра)

169. *C. calyculata* (L.) Moench – **Х. обыкновенная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Болота, заболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках в северной тайге – часто.

Р о д 101. *Ledum* L. – Багульник

170. *L. palustre* L. – **Б. болотный**. Листопадный кустарник. Гипоарктобореальный евроазиатский. Заболоченные леса, болота. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках – часто, бывает обилен, в северной тайге иногда доминирует.

Р о д 102. *Oxycoccus* Hill – Клюква

171. *O. palustris* Pers. – **К. болотная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Сфагновые болота. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках – редко.

Р о д 103. *Vaccinium* L. – Черника. Голубика. Брусника

172. *V. myrtillus* L. – **Черника миртолистная**. Листопадный кустарничек. Бореальный циркумполярный. Леса, окраины болот. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, часто доминирует.

173. *V. uliginosum* L. – **Голубика**. Вечнозеленый кустарничек. Гипоарктический циркумполярный. Заболоченные леса, болота. По всей территории – обыкновенно, обильно; на вырубках – часто, в северной тайге может доминировать.

174. *V. vitis-idaea* L. – **Брусника**. Вечнозеленый кустарничек. Гипоарктический циркумполярный. Леса, болотные гряды, вырубки. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, в северной тайге и на сухих вырубках в средней тайге часто доминирует.

С Е М. 45. PRIMULACEAE VENT. – ПЕРВОЦВЕТНЫЕ

Р о д 104. *Naumburgia* Moench – Кизляк

175. *N. thyrsiflora* (L.) Reichenb. – **К. кистецветный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Заболоченные берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – единично.

Р о д 105. *Trientalis* L. – Седмичник

176. *T. europaea* L. – **С. европейский**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный циркумполярный. Незаболоченные леса. По всей территории – обыкновенно, часто обильно; на вырубках – повсеместно.

С Е М. 46. MENYANTHACEAE DUMORT. – ВАХТОВЫЕ

Р о д 106. *Menyanthes* L. – Вахтовые

177. *M. trifoliata* L. – **В. трехлистная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Топяные болота и мочажины болот, топкие берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

С Е М. 47. BORAGINACEAE JUSS. – БУРАЧНИКОВЫЕ

Р о д 107. *Myosotis* L. – Незабудка

178. *M. arvensis* (L.) Hill – **Н. полевая**. Однолетник. Бореальный евроазиатский. Заносное. Сорное на полях, у дорог, селений. По всей территории – довольно часто; на вырубках – редко.

Р о д 108. *Pulmonaria* L. – Медуница

179. *P. obscura* Dumort. – **М. неясная.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Неморальный европейский. Травянистые леса. Южные районы Карелии – довольно редко; по юго-западному побережью Онежского озера – часто; на вырубках – редко.

С Е М. 48. LAMIACEAE LINDL. – ЯСНОТКОВЫЕ

Р о д 109. *Galeopsis* L. – Пикульник

180. *G. bifida* Voenn. – **П. двураздельный,** жабрей. Однолетник. Плуризональный евроазиатский. Заносное. Мусорные места, поля. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 110. *Lamium* L. – Яснотка

181. *L. album* L. – **Я. белая,** глухая крапива. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Заносное. У жилья, на огородах, у дорог. Главным образом в подзоне средней тайги – редко; на вырубках – единично.

Р о д 111. *Prunella* L. – Черноголовка

182. *P. vulgaris* L. – **Ч. обыкновенная.** Травянистый надземно-ползучий многолетник. Бореальный циркумполярный. Травянистые леса, опушки, луга, обочины дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 112. *Scutellaria* L. – Шлемник

183. *S. galericulata* L. – **Ш. обыкновенный.** Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Заболоченные берега, осоковые болота и окраины болот. По всей территории, в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

С Е М. 49. SCROPHULARIACEAE JUSS. – НОРИЧНИКОВЫЕ

Р о д 113. *Euphrasia* L. – Очанка

184. *E. brevipila* Burn. et Gremli – **О. коротковолосая.** Однолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, сухие поляны, опушки, у дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 114. *Linaria* Mill. – Льянка

185. *L. vulgaris* Mill. – **Л. обыкновенная**. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Поля, луга, обочины дорог, у селений. Апофит. Преимущественно в подзоне средней тайги; на вырубках – редко.

Р о д 115. *Melampyrum* L. – Марьянник

186. *M. nemorosum* L. – **М. дубравный**. Однолетник. Неморальный европейский. Незаболоченные леса, кустарники, вырубки. Апофит. Южные районы Карелии – спорадически; на вырубках – единично.

187. *M. pratense* L. – **М. луговой**. Однолетник. Бореальный евросибирский. Незаболоченные леса, кустарники, вырубки. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, обильно; доминирует на стадии смыкания крон возобновления лиственных пород.

188. *M. sylvaticum* L. – **М. лесной**. Однолетник. Бореальный европейский. Леса, кустарники. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 116. *Pedicularis* L. – Мытник

189. *P. sceptrum-carolinum* L. – **М. царский скипетр**. Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Заболоченные берега, осоковые болота, придорожные канавы. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

Р о д 117. *Rhinanthus* L. – Погремок

190. *R. minor* L. – **П. малый**. Однолетник. Бореальный еврозападносибирский. Луга, обочины дорог. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

191. *R. serotinus* (Schoenh.) Oborny – **П. поздний**. Однолетник. Бореальный еврозападносибирский. Незаболоченные луга, поля, обочины дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 118. *Verbascum* L. – Коровяк

192. *V. thapsus* L. – **К. обыкновенный, медвежье ухо**. Монокарпический стержнекорневой двулетник. Плюризональный евроазиатский. Сухие скалы, поляны, опушки. Подзона средней тайги – спорадически; на вырубках – редко.

Р о д 119. *Veronica* L. – Вероника

193. *V. chamaedrrys* L. – **В. дубравная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, кустарники, у селений. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу реже; на вырубках средней тайги – повсеместно, обильно.

194. *V. longifolia* L. – **В. длиннолистная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные берега, луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

195. *V. officinalis* L. – **В. лекарственная**. Травянистый надземнopolзучий многолетник. Бореальный амфиатлантический. Сухие сосняки, песчаные поляны, лесные дороги. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках средней тайги – повсеместно, обильно.

196. *V. serpyllifolia* L. – **В. тимьянолистная**. Травянистый надземнopolзучий многолетник. Плуризональный евроазиатский. Незаболоченные луга, поля, у дорог. Апофит. По всей территории – часто; на вырубках – редко.

С Е М. 50. PLANTAGINACEAE JUSS. – ПОДОРОЖНИКОВЫЕ

Р о д 120. *Plantago* L. – Подорожник

197. *P. major* L. – **П. большой**. Травянистый короткорневищный многолетник. Плуризональный евроазиатский. Заносное. Сорное у дорог, селений. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – единично.

С Е М. 51. RUBIACEAE JUSS. – МАРЕНОВЫЕ

Р о д 121. *Galium* L. – Подмаренник

198. *G. album* Mill. – **П. белый** (входит в *Galium mollugo* L. s. l., последний s. str. в Карелии не встречается). Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный еврозападносибирский. Опушки, пустоши, залежи, у дорог, селений. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, севернее – реже; на вырубках – часто, обильно, иногда доминирует.

199. *G. uliginosum* L. – **П. топяной**. Травянистый подземностолонный многолетник. Бореальный евроазиатский. Заболоченные луга, леса, осоковые болота, сырые берега. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

С Е М. 52. VIBURNACEAE RAFIN. – КАЛИНОВЫЕ

Р о д 122. *Viburnum* L. – Калина

200. *V. opulus* L. – **К. обыкновенная**. Листопадный кустарник. Неморальный евроазиатский. Травянистые леса, опушки, берега рек. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, севернее – реже; на вырубках – редко.

С Е М. 53. CAPRIFOLIACEAE JUSS. – ЖИМОЛОСТНЫЕ

Р о д 123. *Linnaea* L. – Линнея

201. *L. borealis* L. – **Л. северная**. Вечнозеленый кустарничек. Бореальный циркумполярный. Леса, тундры. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

Р о д 124. *Lonicera* L. – Жимолость

202. *L. xylosteum* L. – **Ж. лесная**. Листопадный кустарник. Бореальный еврозападносибирский. Облесенные берега. Подзона средней тайги – обыкновенно; на вырубках – редко.

С Е М. 54. DIPSACACEAE JUSS. – ВОРСЯНКОВЫЕ

Р о д 125. *Knautia* L. – Короставник

203. *K. arvensis* (L.) Coult. – **К. полевой**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, залежи. Апофит. Подзона средней тайги – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – часто.

С Е М. 55. CAMPANULACEAE JUSS. – КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ

Р о д 126. *Campanula* L. – Колокольчик

204. *C. cervicaria* L. – **К. жестковолосистый**. Монокарпический травянистый стержнекорневой многолетник. Бореанеморальный евросибирский. Кустарники, опушки. Подзона средней тайги – довольно часто; на вырубках – единично.

205. *C. glomerata* L. – **К. сборный**. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки. Апофит. Подзона средней тайги – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

206. *C. patula* L. – **К. луговой**. Монокарпический стержнекорневой двулетник. Бореальный европейский. Незаболоченные луга, залежи. Подзона средней тайги – обыкновенно; на вырубках – редко.

207. *C. persicifolia* L. – **К. персикolistный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореонеморальный еврозападно-сибирский. Травянистые леса, кустарники. Подзона средней тайги – обыкновенно; на вырубках – единично.

208. *C. rotundifolia* L. – **К. круглолистный**. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный евросибирский. Сухие луга, берега, скалы, залежи. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

С Е М. 56. ASTERACEAE DUMORT. (COMPOSITAE GISEKE) –
АСТРОВЫЕ (СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ)

Р о д 127. *Achillea* L. – Тысячелистник

209. *A. millefolium* L. – **Т. обыкновенный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, берега, залежи, у дорог. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 128. *Antennaria* Gaertn. – Кошачья лапка

• 210. *A. dioica* (L.) Gaertn. – **К. л. двудомная**. Травянистый надземноползучий многолетник. Бореальный евроазиатский. Сухие сосняки и скалы. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – редко.

Р о д 129. *Bidens* L. – Череда

211. *B. radiata* Thuill. – **Ч. лучистая**. Однолетник. Плюризональный евроазиатский. Сырые берега. Южные районы Карелии, Заонежье – редко; на вырубках – единично.

Р о д 130. *Carduus* L. – Чертополох

212. *C. crispus* L. – **Ч. курчавый**. Двулетник. Плюризональный циркумполярный. Заносное. Сорное. В населенных пунктах, у дорог. По всей территории, в средней тайге – часто, к северу – реже; на вырубках – редко.

Р о д 131. *Centaurea* L. – Василек

213. *C. jacea* L. – **В. луговой**. Травянистый короткорневищный многолетник. Бореонеморальный европейский. Незаболоченные луга, у селений. Апофит. Подзона средней тайги – часто, северной – редко; на вырубках – редко.

214. *C. phrygia* L. – **В. фригийский**. Травянистый короткорневищный многолетник. Бореальный европейский. Незаболочен-

ные луга, опушки травянистых лесов, у дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу реже; на вырубках – редко.

215. *C. scabiosa* L. – **В. шероховатый**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореонеморальный евросибирский. Сухие луга, опушки, сорные места. Апофит. Преимущественно в подзоне средней тайги; на вырубках – единично.

Р о д 132. *Cirsium* Hill – Бодяк

216. *C. heterophyllum* (L.) Hill – **Б. разнолистный**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евросибирский. Сырые травянистые леса, кустарники, заболоченные луга. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

217. *C. palustre* (L.) Scop. – **Б. болотный**. Монокарпический травянистый кистекорневой многолетник. Бореальный евросибирский. Заболоченные луга, кустарники, ключевые болота. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – редко.

218. *C. setosum* (Willd.) Bess. – **Б. щетинистый**. Травянистый корнеотпрысковый многолетник. Бореальный евроазиатский. Заносное. Поля, огороды, обочины дорог, мусорные места. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

219. *C. vulgare* (Savi) Ten. – **Б. обыкновенный**. Двулетник. Плюризональный евроазиатский. Заносное. У дорог, на полях, в населенных пунктах. Подзона средней тайги – часто; на вырубках – единично.

Р о д 133. *Crepis* L. – Скерда

220. *C. paludosa* (L.) Moench – **С. болотная**. Травянистый короткорневищный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Сырые леса, берега, окраины болот, ключевые болотца. По всей территории – часто; на вырубках – редко

Р о д 134. *Erigeron* L. – Мелколепестник

221. *E. acris* L. – **М. едкий**. Монокарпический кистекорневой двулетник. Бореальный циркумполярный. Приречные и приморские лужайки, береговые склоны, обочины дорог, поля. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – единично.

Р о д 135. Hieracium L. – Ястребинка
секция Umbellata (Fries) Williams

222. *H. umbellatum* L. – **Я. зонтичная.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Плюризональный циркумполярный. Травянистые леса, кустарники, опушки, залежи, обочины дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, к северу – реже; на вырубках – повсеместно.

Р о д 136. Leontodon L. – Кульбаба

223. *L. autumnalis* L. – **К. осенняя.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Плюризональный еврозападносибирский. Незаболоченные луга, выгоны, обочины дорог, сорные места. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

224. *L. hispidus* L. – **К. шершавая.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Плюризональный европейский. Сухие луга, пустоши, у селений. По всей территории: в средней тайге – часто, севернее – редко; на вырубках – единично.

Р о д 137. Lepidotheca Nutt. – Лепидотека

225. *L. suaveolens* (Pursh) Nutt. (*Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter) – **Л. пахучая.** Однолетник. Плюризональный циркумполярный. Заносное. Обочины дорог, близ жилищ. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, севернее – редко; на вырубках – единично, заносится с посадочным материалом.

Р о д 138. Leucanthemum Hill – Нивяник

226. *L. vulgare* Lam. – **Н. обыкновенный.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Незаболоченные луга, опушки, залежи. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, в северной – часто; на вырубках – часто.

Р о д 139. Omalotheca Cass. – Омалотека (Сухоцветка)

227. *O. sylvatica* (L.) Sch. Bip. et F. Schultz (*Gnaphalium sylvaticum* L.) – **О. лесная.** Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный циркумполярный. Сухие леса, опушки, поляны. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, в северной – часто; на вырубках – часто.

Р о д 140. *Solidago* L. – Золотарник

228. *S. virgaurea* L. – **З. обыкновенный** (золотая розга). Травянистый короткокорневищный многолетник. Бореальный еврозападносибирский. Незаболоченные леса, опушки, вырубки. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – повсеместно, иногда доминирует.

Р о д 141. *Taraxacum* Wigg. – Одуванчик

229. *T. officinale* Wigg. s. l. – **О. лекарственный**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Плюризональный циркумполярный. Берега и как сорное по травянистым местам у селений. Апофит. По всей территории – обыкновенно; на вырубках – часто.

Р о д 142. *Trommsdorffia* Bernh. – Пазник

230. *T. maculata* (L.) Bernh. – **П. крапчатый**. Травянистый стержнекорневой многолетник. Бореальный евросибирский. Отмели, берега лесных ручьев, песчаные и глинистые обнажения, поля, залежи, у дорог. Подзона средней тайги – довольно часто; на вырубках – единично.

Р о д 143. *Tussilago* L. – Мать-и-мачеха

231. *T. farfara* L. – **М. обыкновенная**. Травянистый длиннокорневищный многолетник. Бореальный евроазиатский. Отмели, берега лесных ручьев, песчаные и глинистые обнажения, поля, залежи, у дорог. Апофит. По всей территории: в средней тайге – обыкновенно, северной – редко; на вырубках – часто.

4.2. АНАЛИЗ ЦЕНОФЛОРЫ ВЫРУБОК КАРЕЛИИ

Всего на вырубках Карелии отмечен 231 вид сосудистых растений из 143 родов и 56 семейств, что составляет около 16% от общего количества видов флоры Карелии – 1404¹ (при широкой трактовке объема таксонов).

4.2.1. Распространение видов сосудистых растений на вырубках Карелии

Абсолютное большинство (73%) видов, обнаруженных на вырубках, распространены по всей территории Карелии и обычны практически во всех флористических районах (табл. 22). Редкие

¹ По неопубликованным данным Е.П. Гнатюк.

Таблица 22

Распространение видов по флористическим районам Карелии

Число районов, где встречен вид	Вырубки		Карелия в целом*	
	Число видов	Средняя встречаемость**	Число видов	Средняя встречаемость
10	165 (73%)	5,4	277 (19%)	5,1
9	27 (12%)	4,0	87 (6%)	3,6
8	8 (3%)	3,6	66 (5%)	3,1
7	10 (4%)	3,8	70 (5%)	2,8
6	6 (3%)	2,8	86 (6%)	2,5
5	7 (3%)	2,9	95 (7%)	2,3
4	2 (1%)	2,6	114 (8%)	2,0
3	—	—	182 (13%)	2,4
2	—	—	168 (12%)	1,6
1	1 (<1%)	5	288 (20%)	1,4

* по Кравченко и др., 2000.

** – встречаемость по 6-бальной шкале (Кравченко и др., 2000): 1 – вид собирался только 1 раз или известен только из одного пункта; 2 – сборы в 2 – 5 пунктах; 3 – 6–20 пунктов сбора; 4 – вид распространен на 1/4–1/3 пригодных биотопов; 5 – часто, но не повсеместно встречающийся вид (1/3–2/3 пригодных биотопов); 6 – обычные и массовые виды.

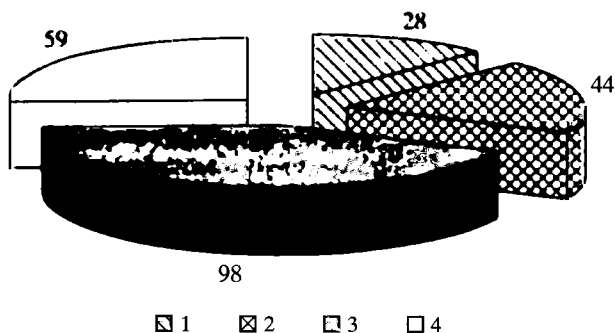


Рис. 5. Распределение видов по группам встречаемости на вырубках Карелии
1 – повсеместно, 2 – часто, 3 – резко, 4 – единично

для Карелии виды на вырубках практически не встречаются, это связано с тем, что распространены такие виды, как правило, на местообитаниях, которые рубкам не подвержены или не переносят их последствий. Только один вид, распространенный менее чем в 4 флористических районах, встречен на вырубках. Это *Hepatica nobilis* – неморальный вид, обычный для лесов Приладожского флористического района. 2 вида (*Acer platanoides* и

Verbascum thapsus) распространены только в 4 флористических районах Карелии, остальные в 5 и больше.

Основу сообщества вырубок составляет небольшая группа видов с широкой экологической амплитудой (28), а большинство видов встречаются на вырубках редко (98) или единично (59) (рис. 5).

4.2.2. Жизненные формы

Анализ состава ценофлоры по признакам жизненных форм может быть полезным при обсуждении вопроса формирования растительных сообществ и обсуждении жизненных стратегий.

В составе ценофлоры вырубок Карелии 28 (12%) малолетних (одно-двухлетних) видов (рис. 6), большинство из которых заносные. Достаточно широко (20%) представлена группа древесных и полудревесных растений, включающая виды деревьев (12), кустарников (18), кустарничков (16), полукустарничков (1). Наибольшей по численности является группа вегетативно-подвижных трав (34%), состоящая главным образом из видов длиннокорневищных растений (54), а также корнеотпрысковых (8), надземно-ползучих (7), стolonных (12). 59 (26%) видов ценофлоры вырубок относятся к короткокорневищным (34) и дерновинным травам (25), т.е. вегетативно-малоподвижным растениям. 16 (7%) видов – это многолетние вегетативно-неподвижные травы.

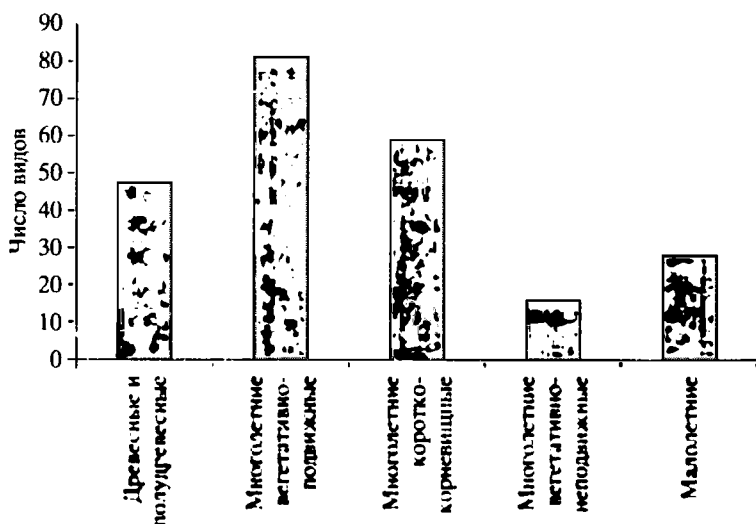


Рис. 6. Структура ценофлоры вырубок по признаку жизненных форм

Таким образом, абсолютное большинство видов, произрастающих на вырубках, относятся к вегетативно-подвижным: используют надземные и подземные вегетативные органы для распространения по вырубке.

4.2.3. Таксономический (семейственно-видовой) анализ аборигенной фракции

Аборигенная фракция насчитывает 213 видов (92% флоры вырубок и 22% аборигенных видов флоры Карелии) из 136 родов и 53 семейств.

Таксономический (семейственно-видовой) спектр аборигенной фракции ценофлоры вырубок (табл. 23) отличается от такового флоры Карелии в целом высоким положением семейств *Ericaceae* (6-е место) и *Fabaceae* (10-е место), выпадением из десятки ведущих семейств *Caryophyllaceae* (12–13-е место) и *Brassicaceae*, а также несовпадением рангов общих семейств спектров (исключение –

Таблица 23

Таксономический (семейственно-видовой) спектр флоры вырубок

№ п/п	Семейства	Флора Карелии		Флора вырубок Карелии			
		Все виды	Аборигенные виды	Все виды		Аборигенные виды	
		Ранг сем-ва	Ранг сем-ва	Кол-во	Ранг сем-ва	Кол-во	Ранг сем-ва
1	Asteraceae	1	3	23	1	19	2–3
2	Poaceae	2	2	22	2	22	1
3	Cyperaceae	3	1	19	3	19	2–3
4	Rosaceae	5	4	17	4	15	4
5	Scrophulariaceae	9	7	13	5	13	5
6	Ericaceae	16–18	16–18	9	6	9	6
7	Juncaceae	–	9	8	7–9	8	7–8
8	Ranunculaceae	6–7	6	8	7–9	8	7–8
9	Caryophyllaceae	6–7	5	8	7–9	6	10–12
10	Salicaceae	10–11	10–11	7	10–12	7	9
11	Fabaceae	8	13	7	10–12	6	10–12
12	Violaceae	16–18	16–18	7	10–12	6	10–12
13	Polygonaceae	11	16	5	13–14	4	14
14	Campanulaceae	–	–	5	13–14	5	13
15	Brassicaceae	4	8	1	–	–	–
16	Lamiaceae	10	19	4	–	–	–
17	Orchidaceae	–	10–11	3	–	–	–

семейство *Rosaceae*). На долю первых десяти семейств приходится 58,6% от общего количества аборигенных видов (в аборигенной флоре Карелии – 53,4%). Считается (Туганаев, Пузырев, 1988; Антипина, 2002; и др.), что этот показатель коррелирует со степенью антропогенной трансформированности флор и возрастает с 53–59% (в естественных бореальных флорах) до 70% и более. Относительно небольшое увеличение доли ведущих семейств в ценофлоре вырубок может свидетельствовать о минимальной степени ее антропогенной трансформации.

4.2.4. Анализ географической структуры аборигенной фракции ценофлоры вырубок Карелии

Географическая структура аборигенной фракции ценофлоры вырубок (табл. 24) характеризуется заметным преобладанием зональных бореальных элементов (69,2%). Суммарная доля “южных” (неморальных и бореально-неморальных) широтных эле-

Таблица 24

Географическая структура ценофлоры вырубок Карелии

Фракции		Количество видов, (%)					
Долгота Широта	Е*	ЕЗС	ЕС	ЕА	Цирк	Амф	Всего
ГАБ	–	–	2	1	3	–	6
ГА	–	1	–	–	4	2	7
"Северная"	–	1	2	1	7	2	13
в целом		(0,4)	(1,0)	(0,4)	(3,3)	(1,0)	(6,3)
Б	12	14	18	50	50	2	146
(зональная)	(5,7)	(6,6)	(8,6)	(24,0)	(23,6)	(1,0)	(69,2)
БН	4	3	6	2	3	1	19
Н	4	5	1	1	–	–	11
"Южная"	7	8	7	3	3	1	29
в целом	(3,3)	(3,8)	(3,3)	(1,4)	(1,4)	(0,4)	(13,9)
П	2	3	1	8	8	–	22
	(1,0)	(1,4)	(0,4)	(3,8)	(3,8)		(10,6)
Всего	22	26	28	62	68	5	210
	(9,6)	(12,5)	(13,5)	(29,8)	(32,2)	(2,4)	(100)

* Принятые сокращения: долготные фракции: Е – европейская, ЕЗС – еврооападносибирская, ЕС – евроаибирская, ЕА – евроазиатская, Цирк – циркумполярная, Амф – амфиатлантиеская; широтные фракции: ГАБ – гипоарктобореальная, Б – бореальная, БН – бореально-неморальная, Н – неморальная, П – плюризональная.

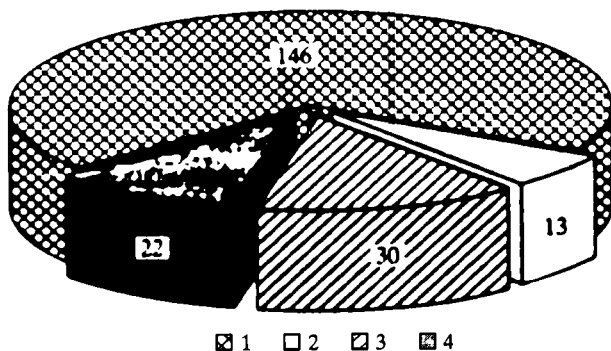


Рис. 7. Географическая структура ценофлоры вырубок Карелии
Широтные географические элементы: 1 – бореальный, 2 – неморальный и бореально-неморальный, 3 – плюризональный, 4 – арктический и гипоарктический

ментов составляет 13,9%, несколько меньше доля элементов широкого диапазона распространения (плюризональных) – 10,6%; элементы “северной” фракции представлены на вырубках только гипоарктическими и арктобореальными элементами, их общая доля – 6,3% (рис. 7). Соотношение широтных фракций ценофлоры вырубок отличается от такового для флоры Карелии в целом: на вырубках больше элементов бореальной и южных фракций и меньше северных и плюризональных элементов. Преобладающие долготные фракции – циркумполярная (32,2%) и евроазиатская (29,8%). Заметно участие евросибирских видов – 26% (вместе с еврозападносибирскими); европейских видов сравнительно мало – 9,6% и совсем невелика доля амфиатлантических элементов (2,4%). В целом аборигенные виды вырубок распределяются по 27 типам ареалов (из 54 типов, отмеченных во флоре Карелии), преобладают виды с бореальным циркумполярным и бореальным евроазиатским распространением (по 24%). Отсутствие на вырубках многих географических элементов, представленных во флоре Карелии, обусловлено, главным образом, “выпадением” элементов северной фракции, которые приурочены в Карелии, в основном, к аazonальным и экстразональным местообитаниям, где леса отсутствуют или практически не подвергаются рубкам.

4.2.5. Анализ эколого-ценотической структуры аборигенной фракции ценофлоры вырубок Карелии

Если определение эколого-ценотических характеристик видов отдельного сообщества или небольшой территории обычно не вызывает затруднения, то распределение видов по эколого-це-

нотическим признакам на большой территории всегда будет в той или иной степени условно. А.А. Ниценко (1969) разработал подробную эколого-ценотическую классификацию видов для Северо-Запада России (Псковская, Новгородская, Ленинградская области), выделив большое количество свит видов и объединив их в четыре группы: 1) лесные и опушечно-полянны, 2) луговые, 3) водно-болотные и 4) сорно-рудеральные. Достаточно подробное деление флоры Северо-Запада России на фитоценотические группы выполнил Н.Н. Цвелев (2000). Для Карелии и Мурманской области систему эколого-ценотических групп видов сосудистых растений составила М.Л. Раменская (1983). Поскольку экологические свойства многих видов меняются в зависимости от географического положения, в этой работе за основу взята система М.Л. Раменской с некоторыми изменениями. В целом распределение видов растений, отмеченных на вырубках, по эколого-ценотическим группам (табл. 25), выявляет преобладание лесных видов (51,4% в сумме), заметна доля луговых видов (22,6%), примерно одинаково участие болотных (12,5%) и прибрежных (10,6%) и совсем незначительны доли гидрофитов и петрофитов (1,9% и 1,0%), хотя удивительно, что две последние группы в принципе присутствуют.

Как уже отмечалось, преобладают лесные виды, и здесь больший интерес могут представлять не только те из них, которые остались на вырубке, но и те, которые там не были обнаружены.

1-я группа – “виды лесные, характерные преимущественно для более плодородных лесных почв и хорошо развитого, а поэтому и довольно тенистого древесного яруса” (по Раменская, 1983) на вырубках представлена *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Carex digitata*, *C. loliacea*, *Scirpus sylvaticus*, *Epipactis helleborine*, *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum*, *Aconitum septentrionale*, *Actaea spicata*, *Hepatica nobilis*, *Ribes nigrum*, *R. spicatum*, *Padus avium*, *Lathyrus vernus*, *Vicia sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Viola riviniana*, *Daphne mezereum*, *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Vaccinium myrtillus*, *Pulmonaria obscura*, *Viburnum opulus*, *Crepis paludosa*. Как видно, состав группы, выделенной М.Л. Раменской, очень пестрый, вызывает сомнение включение в него некоторых видов (*Vaccinium myrtillus*, *Convallaria majalis*, *Angelica sylvestris*), распространенных на более широком наборе местообитаний. В целом в этой группе преобладают южные (неморальные и борео-неморальные) виды, произрастающие на богатых почвах.

К видам этой же эколого-ценотической группы, не встреченным на вырубках, относятся такие как *Campanula latifolia* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Geranium robertianum* L., *Humulus lupu-*

Таблица 25

Эколого-ценотическая характеристика ценофлоры вырубок Карелии

№ п/п	Эколого-фитоценотические группы	Вырубки			Карелия в целом	
		Кол-во видов (из них апофиты)	%	% от соотв. группы флоры Карелии	Кол-во видов (из них апофиты)	%
1	Лесные эвтрофные мезогигрофиты сциофиты	30 (0)	13,5	35	80 (0)	8,8
2	Лесные мезотрофные мезофиты семигелиофиты	43 (14)	19,2	38	106 (29)	11,5
3	Ксерофиты (лесные, скальных и песчаных обнажений, борových пустошей, сухих лужков), гелиофиты	13 (6)	5,8	18	67 (29)	7,2
4	Лесные с широкой экологической амплитудой	27 (1)	13	76	36 (1)	3,9
5	Болотные эу- и мезотрофные	21 (1)	10	25	81 (3)	9,0
6-	Болотные олиготрофные	5 (0)	2,4	38	13 (1)	1,4
7	Луговые мезо-гигрофиты	47 (31)	22,6	38	124 (60)	13,6
8	Прибрежные (пресноводные)	23 (12)	10,6	18	124 (41)	13,6
9	Прибрежно-водные морские	-	0	0	55 (2)	6,0
10	Петрофиты	2 (0)	1,0	4	53 (0)	5,8
11	Тундровые	-	0	0	41 (1)	4,5
12	Водные и прибрежно-водные	3 (2)	1,9	6	70 (10)	7,8
	Всего	213 (67)	100	23	914 (178)	100,0

lus L., *Thalictrum kemense* (Fries) Koch, *T. lucidum* L. и др. – редкие в Карелии виды и, поэтому их обнаружение или не обнаружение на вырубках в значительной степени случайно. Часть видов именно в силу своих эколого-ценотических характеристик реагируют на рубку леса сокращением обилия и могут служить показателями интенсивности антропогенного воздействия на лесные экосистемы (Кравченко и др., 2004). К ним можно отнести *Actaea erythrocarpa* (Fisch.) Kom., *Adoxa moschatellina* L., *Circaea alpina* L., *Galium triflorum* Michx., *Stachys sylvatica* L., *Viola mirabilis* L. и др.

Из 2-й группы видов, распространенных “преимущественно в лесах на средних (для региона) по богатству и относительно бедных лесных почвах с более или менее иногда значительно разреженным древостоем”, на вырубках отмечены *Lycopodium annotinum*,

Avenella flexuosa, *Calamagrostis arundinacea*, *Elymus caninus*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Dactylorhiza maculata*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Fragaria vesca*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Rubus arcticus*, *R. idaeus* L., *R. saxatilis*, *Sorbus aucuparia*, *Geranium sylvaticum*, *Frangula alnus*, *Viola palustris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Anthriscus sylvestris*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*, *Prunella vulgaris*, *Melampyrum nemorosum*, *Melampyrum pratense*, *Melampyrum sylvaticum*, *Veronica chamaedrys*, *Lonicera xylosteum*, *Campanula cervicaria*, *C. persicifolia*, *Cirsium heterophyllum*, *Hieracium umbellatum*, *Omalotheca sylvatica*, *Solidago virgaurea*. Большинство из этих видов очень широко распространены на вырубках и составляют основу их видового разнообразия.

Не встречены на вырубках 65 видов, отнесенных М.Л. Раменской к этой группе, главным образом по причине их редкости и распространению по местообитаниям, непривлекательным с точки зрения лесозаготовки. Интерес представляют широкораспространенные в Карелии лесные виды из этой группы, такие как *Galium boreale* L., *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Lycopodium clavatum* L., *Pyrola chlorantha* Sw. Их отсутствие может быть одним из косвенных показателей интенсивности лесохозяйственной деятельности на отдельных территориях (локальных флорах).

В 3-й группе объединены “виды наиболее сухих и бедных почвогрунтов и еще большего светолюбия” — это виды сухих сосняков и полян, а также скальных выходов; на вырубках — встречаются 13 видов из этой группы, это *Pteridium aquilinum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Linaria vulgaris*, *Verbascum thapsus*, *Veronica officinalis*, *Antennaria dioica*, *Centaurea scabiosa*, *Erigeron acris*, *Leontodon hispidus*, *Trommsdorffia maculata*. Не встреченные на вырубках 64 вида, если и обитают в лесах, то, как правило, на выходах коренных пород. Такие места лесозаготовителей не привлекают. Поэтому само событие — вырубка в таких условиях, да еще произрастание в бывшем лесу достаточно редких видов — явление почти уникальное.

Лесные виды с очень широкой экологической амплитудой (4-я группа), часто заходящие и на лесные, и на открытые болота, и на скалы, составляют основу растительных сообществ вырубок: *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *E. sylvaticum*, *Picea abies*, *P. x-fennica*, *P. obovata*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Carex brunnescens*, *C. globularis*, *C. paupercula*, *Populus tremula*, *Salix phylicifolia*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum her-*

maphroditum, *E. nigrum*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitisidaea*, *Linnaea borealis*, *Campanula rotundifolia*. Не были обнаружены из этой группы только 9 видов: *Carex capillaris* L. (редкий в Карелии), *C. vaginata* Tausch., *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. (редкий в Карелии), *Dianthus superbus* L., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Juniperus sibirica* Burgsd. (редкий в Карелии), *Luzula frigida* (Buchenau) Sam., *Luzula sudetica* (Wild.) Schult. (редкий в Карелии), *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Schrank et C. Mart. (редкий в Карелии). Кроме редких для Карелии видов (указаны в скобках), отсутствие на вырубках которых понятно, такие виды как *Juniperus sibirica* и *Dianthus superbus* распространены в Карелии не в лесах, а по лугам, пустошам, морскому побережью и нахождение их на вырубках практически невозможно. Таким образом, в принципе на вырубке могут быть с достаточной вероятностью встречены еще только *Huperzia selago* и *Carex vaginata*. Их отсутствие, возможно, указывает на резко отрицательную реакцию на рубку древостоя, в таком случае эти виды могут служить индикаторами антропогенной трансформации локальной флоры.

Из 5-й группы видов “болот более или менее эутрофных и мезотрофных, как безлесных, так и облесенных; как топяного характера, так и со средней (для болот) степенью обводнения” на вырубках встречены *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis canescens*, *C. phragmitoides*, *Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. cinerea*, *C. nigra*, *C. rhynchophysa*., *C. rostrata*, *Salix myrtilloides*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Stellaria palustris*, *Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Viola epipsila*, *Epilobium palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Galium uliginosum*. Большинство из этих видов встречены на участках вторичного заболачивания после рубки древостоя или на вырубках вторичных лесов на местообитаниях с проточным увлажнением.

Из 6-й группы видов, характерных для олиготрофных болот, на вырубках встречены *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*. Все они произрастали на участках вторичного заболачивания или на границе вырубки и верхового болота, если делянка подходила непосредственно к болоту.

Достаточно обширна 7-я группа – луговых мезо- и гигрофитов: *Agrostis tenuis*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Carex echinata*, *C. flava*, *C. ovalis*, *C. pallescens*, *Juncus conglomeratus*, *J. filiformis*, *Luzula multiflora*, *L. pallidula*, *Bistorta major*, *Rumex longifolius*, *Oberna behen*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *R. repens*, *Trollius europaeus*, *Alchemilla acutiloba*, *Geum rivale*, *Potentilla erecta*, *Amoria*

repens, *Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Hypericum maculatum*, *Viola canina*, *V. montana*, *V. tricolor*, *Euphrasia brevipila*, *Rhinanthus minor*, *R. serotinus*, *Veronica serpyllifolia*, *Galium album*, *Knautia arvensis*, *Campanula glomerata*, *C. patula*, *Achillea millefolium*, *Centaurea jacea*, *C. phrygia*, *Cirsium palustre*, *Leontodon autumnalis*, *Leucanthemum vulgare*. Для абсолютного большинства из этих видов вырубки, главным образом вторичных лесов, расположенные недалеко от населенных пунктов или вблизи суходольных лугов, являются обычными местообитаниями. Часть видов из этой группы способна доминировать на вырубках.

В 8-ю группу объединены виды, приуроченные преимущественно к берегам пресноводных водоемов, включая виды сухих песчаных и галечных отмелей, заболоченных берегов, иловато-глинистых отмелей, незаболоченных облесенных берегов и береговых склонов. Не удивительно, что 22 вида из столь экологически обширной группы были обнаружены на вырубках: *Agrostis stolonifera*, *Alopecurus aequalis*, *Elytrigia repens*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa annua*, *P. trivialis*, *Carex elongata*, *C. vesicaria*, *Juncus bufonius*, *J. effusus*, *J. nodulosus*, *Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *Stellaria graminea*, *Caltha palustris*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Scutellaria galericulata*, *Veronica longifolia*, *Bidens radiata*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*. Часть из них, являясь сорняками лесных питомников (*Elytrigia repens*, *Rumex acetosella*, *Tussilago farfara*, *Barbarea arcuata*,) и, вероятно, были занесены на вырубку с посадочным материалом.

Из группы петрофитов на вырубках Карелии произрастают *Polypodium vulgare*, *Cotoneaster melanocarpus* – оба единичные нахождение.

Из водных и прибрежно-водных видов были обнаружены на вырубках Карелии *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Callitriche palustris*, произраставшие в лужах, образовавшихся на пониженных участках или в местах нарушенного техникой почвенного покрова.

Таким образом, анализ эколого-ценотической структуры ценофлоры вырубок Карелии показал, что большинство лесных видов остаются на территории после рубки древостоя, и только очень небольшое количество широко распространенных лесных видов не встречены на вырубках. В то же время вырубки успешно заселяются луговыми видами и в случае вторичного заболачивания – болотными.

Анализ эколого-ценотической структуры флоры вырубок выявил некоторые закономерности формирования растительных сообществ вырубок. Для уточнения вопроса – каковы источники появления видов на вырубках, был проведен анализ фитоценотической структуры ценофлоры вырубок (табл. 26). За основу

Таблица 26

Распределение видов сосудистых растений по фитоценотическим группам

Фитоценотическая характеристика вида	Численность групп					
	Всего		Встречающихся часто и повсеместно		Апофитов	
	Количество видов	%	Количество видов	% от всех видов	Количество видов	% от группы
Лесные	80	34,6	39	16,8	14	17,5
Луговые	52	22,5	16	6,9	34	65,4
Болотно-лесные	19	8,2	5	2,2	1	5,3
Болотно-луговые	18	7,8	2	0,9	4	22,2
Болотные	13	5,6	4	1,7	1	7,7
Сорные	11	4,8	0	0	1	9,1
Прибрежно-болотные	10	4,3	1	0,4	4	40
Сорно-луговые	9	3,9	1	0,4	6	67
Болотно-лугово-лесные	5	2,2	3	1,3	0	0
Прибрежно-луговые	4	1,7	0	0	1	25
Прибрежно-лесные	3	1,3	0	0	0	0
Скально-лесные	2	0,9	0	0	0	0
Прибрежно-болотно-лесные	2	0,9	0	0	2	100
Прибрежно-болотно-луговые	2	0,9	1	0,4	0	0
Культурные	1	0,4	0	0	0	0
Всего	231	100	72	31,1	68	29,4

взяты группы, выделенные Н.Н. Цвелевым (2000). Были уточнены характеристики некоторых видов и исключен такой признак, как “опушечный” вид, так как вырубка может рассматриваться как вариант опушки, не только пространственный (значительная часть вырубки примыкает к лесу), но и временной (влияние бывшего лесного сообщества продолжает сказываться на строении сообщества вырубки достаточно продолжительное время), поэтому анализ того, откуда на опушку пришли опушечные виды, лишен смысла.

Основу растительных сообществ вырубок составляют лесные (35%) и луговые (23%) виды. Вместе с группами болотно-лесной, болотно-луговой, болотно-лугово-лесной, они составляют более 75% всех видов сосудистых растений вырубок Карелии. 34 из 52 луговых видов – апофиты. Таким образом, можно сказать, что растительные сообщества вырубок формируются из

видов, обитавших в лесах до рубки и луговых видов, распространяющихся по нарушенным местообитаниям. Болотные, прибрежно-водные виды распространяются естественным путем из сообществ, примыкающих к вырубкам, или остаются на вырубках в случаях, когда вырубается приручейные или заболоченные леса. Сорные виды и сорно-луговые виды заносятся на рубку с посадочным материалом или с техникой, редко бывают обильны и существуют недолго. Из постоянно встречающихся на вырубках 28 видов 25 – лесные и 3 вида осок, отнесенных к болотно-лесным (*Carex brunnescens* и *C. globularis*) и болотно-лугово-лесным (*C. cinerea*).

4.2.6. Анализ синантропного комплекса ценофлоры вырубок Карелии

Адвентивная фракция представлена 18 видами: это 8% видов вырубков и 3,9% от общего количества адвентивных видов флоры Карелии. Из видов, считающихся в Карелии заносными, на вырубках отмечены рудералы и эрозиофилы (*Potentilla norvegica*, *Epilobium adenocaulon*, *Lamium album*, *Plantago major*, *Cirsium vulgare*, *Carduus crispus*, *Lepidotheca suaveolens*), а также сорняки (*Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis bifida*, *Myosotis arvensis*, *Spergula arvensis*, *Stellaria media*, *Viola arvensis*, *Potentilla intermedia*), попавшие с посадочным материалом из лесных питомников (Крышень, 1990) или с огородов, если рубка находится в непосредственной близости к населенному пункту или дачному кооперативу (Крышень, 2003). Сорные виды могут давать вспышку обилия в первые 1–2 года после рубки, но затем исчезают совсем или присутствуют единичными экземплярами на наиболее поврежденных участках рубки (у дорог, на погрузочных площадках). *Urtica dioica* распространена на вырубках в южных районах, где она обычна, и, пожалуй, здесь не следует относить ее к заносным видам (Кучеров и др., 1998). *Lupinus polyphyllus* встречен на вырубках в опытных посадках, где исследовалась возможность его внедрения как биомелиоранта и конкурента злаков.

Группа апофитов, т.е. аборигенных видов, распространяющихся по нарушенным местообитаниям, представлена на вырубках 67 видами (38,5% от общего количества апофитов во флоре Карелии). Синантропный компонент ценофлоры вырубков, включающий виды-апофиты и адвентивные виды, насчитывает 85 видов (37,6%), что соответствует показателю естественных флор (ненарушенных и слабо нарушенных) составляющему в Карелии около 40% (Антипина, 2002). Но основную роль в си-

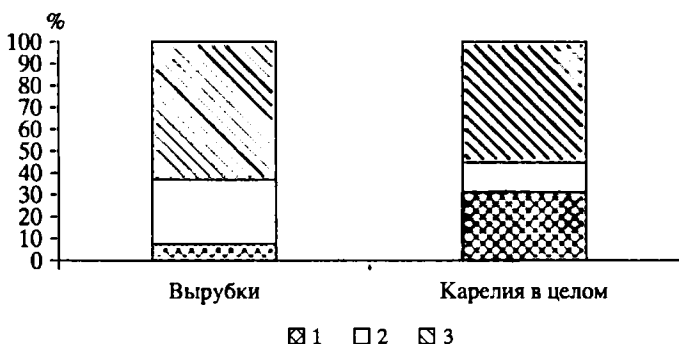


Рис. 8. Доли заносных и аборигенных (в т.ч. апофитов) видов в составе сосудистых растений ценофлоры вырубок Карелии и флоры Карелии в целом
1 – заносные, 2 – апофиты, 3 – другие аборигенные виды

нантропоном комплексе вырубок играют апофиты (индекс апофитности – 0,78), тогда как в синантропном комплексе флоры Карелии преобладают адвентивные виды (индекс апофитности – 0,25) (рис. 8).

Таким образом, по соотношению естественного и синантропного компонентов ценофлоры вырубок близка к естественным флорам, в синантропном комплексе ценофлоры вырубок преобладают апофиты, что также свидетельствует о незначительной антропогенной трансформации ценофлоры вырубок.

4.3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕНОФЛОР ВЫРУБОК НА УРОВНЕ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР

Для выяснения тенденций формирования флоры на пройденных рубками территориях были проведены исследования вырубок локальной флоры (Толмачев, 1974; Юрцев, 1987) Пильмасозеро, расположенной у западной границы Водлозерского НП в Водлозерском ландшафтном районе. Всего на территории ЛФ зарегистрировано 369 видов сосудистых растений из 201 рода и 72 семейств (Комплексная..., 1999; Кравченко и др., 2004). Адвентивная фракция представлена 43 видами (11,6% от общего количества видов). Аборигенная фракция включает 326 видов, объединенных в 177 родов и 68 семейств. Из всего состава видов на 31 обследованной вырубке обнаружен 61 (19%) вид сосудистых растений (табл. 27), при этом более половины из них встречены на не более чем трех вырубках. Большинство видов (54%) разрослись на вырубку из соседних сообществ или из-под полога леса в случае, если в рубку шло вторичное насаждение со значительной примесью в его составе лиственных пород (рис. 9). Только очень

Таблица 27

Состав и обилие видов сосудистых растений вырубок ЛФ "Пильмасозеро"

Вид	Встречае- мость, %	Среднее покрытие	Реакция на рубку древостоя
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	94	15,13	ГВ*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	81	2,90	А
<i>Avenella flexuosa</i>	77	19,77	В
<i>Betula pubescens</i>	77	10,61	ВГ
<i>Sorbus aucuparia</i>	74	2,23	В
<i>Luzula pilosa</i>	68	1,42	В
<i>Picea abies</i>	58	3,35	А
<i>Vaccinium myrtillus</i>	55	1,55	А
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	52	7,19	ВГ
<i>Solidago virgaurea</i>	48	0,77	БВ
<i>Carex brunnescens</i>	45	8,87	В
<i>Pinus sylvestris</i>	42	1,42	А
<i>Equisetum sylvaticum</i>	32	0,45	БВ
<i>Rubus saxatilis</i>	29	0,55	В
<i>Maianthemum bifolium</i>	23	0,23	А
<i>Populus tremula</i>	23	5,84	В
<i>Salix phylicifolia</i>	23	0,32	Г
<i>Melampyrum pratense</i>	23	0,35	В
<i>Eriophorum vaginatum</i>	19	0,19	Г
<i>Salix caprea</i>	19	0,26	ВГ
<i>Geranium sylvaticum</i>	19	0,87	В
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	16	0,29	А
<i>Rosa acicularis</i>	16	0,35	БВ
<i>Filipendula ulmaria</i>	13	1,39	Г
<i>Rubus chamaemorus</i>	13	0,48	Г
<i>Rubus idaeus</i>	13	2,45	Г
<i>Dryopteris filix-mas</i>	10	0,10	Г
<i>Convallaria majalis</i>	10	0,13	БВ
<i>Fragaria vesca</i>	10	0,16	Г
<i>Oxalis acetosella</i>	10	0,26	А
<i>Tussilago farfara</i>	6	0,06	Д
<i>Lycopodium annotinum</i>	6	0,06	А
<i>Juncus filiformis</i>	6	0,06	Г
<i>Rumex acetosella</i>	6	0,06	Д
<i>Geum rivale</i>	6	0,32	Г
<i>Cirsium palustre</i>	3	0,03	Г
<i>Dryopteris expansa</i>	3	0,03	А
<i>Agrostis tenuis</i>	3	0,03	ГД
<i>Alopecurus aequalis</i>	3	0,03	Д
<i>Calamagrostis epigeios</i>	3	0,48	Г
<i>Deschampsia cespitosa</i>	3	0,03	Г

Таблица 27 (окончание)

Вид	Встречаемость, %	Среднее покрытие	Реакция на рубку древостоя
<i>Paris quadrifolia</i>	3	0,03	А
<i>Dactylorhiza maculata</i>	3	0,03	Б
<i>Alnus incana</i>	3	0,16	В
<i>Urtica dioica</i>	3	0,03	Д
<i>Sagina procumbens</i>	3	0,03	Д
<i>Aconitum septentrionale</i>	3	0,03	А
<i>Ranunculus acris</i>	3	0,03	Г
<i>Ranunculus repens</i>	3	0,03	Г
<i>Trollius europaeus</i>	3	0,03	Г
<i>Comarum palustre</i>	3	0,03	Г
<i>Rubus arcticus</i>	3	0,03	Г
<i>Lathyrus pratensis</i>	3	0,03	Г
<i>Lathyrus vernus</i>	3	0,03	А
<i>Hypericum maculatum</i>	3	0,03	Д
<i>Angelica sylvestris</i>	3	0,03	Г
<i>Anthriscus sylvestris</i>	3	0,03	Г
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	0,03	Г
<i>Trientalis europaea</i>	3	0,03	А
<i>Veronica officinalis</i>	3	0,03	Г
<i>Cirsium heterophyllum</i>	3	0,03	Г

Примечание: виды расположены в порядке снижения встречаемости на вырубках.

* – условные обозначения см. рис. 9.

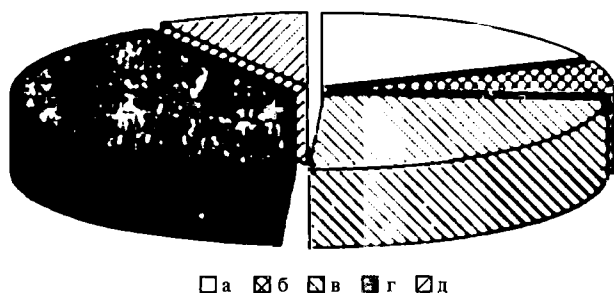


Рис. 9. Распределение видов вырубков по источникам появления на вырубках и по реакции на рубку древостоя

А – виды, процветавшие в вырубленном лесу и снизившие обилие после рубки; Б – виды, произраставшие в вырубленном лесу, обилие которых после рубки существенно не изменилось; В – виды, произраставшие в вырубленном лесу, обилие которых возросло после рубки; Г – виды, распространившиеся на вырубку из соседних сообществ; Д – виды, занесенные на вырубку человеком

немногие виды и только на отдельных вырубках внешне никак не реагировали на рубку древостоя, у большинства же наблюдалась достаточно заметная отрицательная (у 37% видов, обитавших в сообществе до рубки) или положительная (у 49%) реакция на удаление древесного яруса.

Более чем половина видов (57%) встречены только на 1–3 вырубках, в основе своей это виды, занесенные человеком или распространившиеся из соседних сообществ.

На территории исследованной ЛФ наиболее широко представлены злаковые вырубки с доминированием *Calamagrostis arundinacea* и *Avenella flexuosa*, формирующиеся на месте лесов зеленомошной группы. В общих чертах происходящие после рубки древостоя процессы можно описать следующим образом. В первые 1–2 года после рубки состав лесных видов сохраняется почти полностью, хотя суммарное их покрытие уже на первый год снижается в 3–5 раз, они группируются у пней, в куртинах подроста, в зарослях кустарника. Это, в основном, виды таежного мелкотравья и лесные кустарнички: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и др. Сохранившиеся экземпляры таких видов обеспечивают поступление диаспор по мере облесения вырубок. В первый же год начинает разрастаться *Calamagrostis arundinacea*, он достигает максимального развития на 3–5-й год, когда его покрытие нередко превышает 60%. Широко распространенные травянистые виды преимущественно вторичных лесов (хотя в незначительных количествах обитающие и в климаксовых сообществах), такие как *Solidago virgaurea*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis* и некоторые другие, могут даже увеличить свое участие в напочвенном покрове при ослаблении злаков, а в средневозрастных насаждениях обычно значительно превышают (до 10 раз) показатели обилия и покрытия в первичных лесах. Впоследствии на таких вырубках формируются листовенные молодняки. В их напочвенном покрове сохраняется вейник с большим обилием и покрытием (до 30%), который в приспевающих, спелых и перестойных лесах хорошо индицирует предшествующие рубки. Не менее обилен, хотя со значительно меньшим покрытием, и луговик извилистый. Часто через 15 лет после рубки в листовенных молодняках отмечаются орхидные (*Platanthera bifolia*, виды рода *Dactylorhiza*), очень отрицательно реагирующие на рубку древостоя; значительно увеличивается обилие *Melampyrum pratense* и других видов таежного мелкотравья. Считается, что это происходит вследствие ослабления влияния злаков, но последние часто продолжают доминировать, а в некоторых случаях наблюдается достаточно обильное цветение вейника под пологом лист-

венных. По-видимому, причиной разрастания типичных лесных видов является не (или не столько) ослабление злаков, а создание древесными видами особых условий среды.

Таким образом, закономерности формирования видового состава вырубок сравнительно небольших территорий повторили таковые для Карелии в целом: основу разнообразия составляют виды, обитавшие под пологом леса и в соседних сообществах, большинство видов встречаются на рубках редко или единично, а основу сообщества составляют лесные виды с широкой экологической амплитудой.

Эти закономерности были подтверждены также и повторным (через 50 лет) обследованием территории ЛФ "Сельки" (Кравченко и др., 2004), расположенной на границе подзона северной и средней тайги, на границе Сегозерского, Суоярвского и Кондопожского ландшафтных районов. Здесь во время Второй мировой войны финские ботаники проводили флористические исследования, результаты которых подробно, с картами маршрутов и точечными картами местонахождения отдельных видов, изложил Mikko Piirainen (1994). Во время изучения данной территории финскими ботаниками на ней преобладали спелые и перестойные леса. После Второй мировой войны территория была подвержена сплошным рубкам леса. Сравнительный анализ флористических списков показал, что интенсивная рубка лесов и лесоосушительная мелиорация в послевоенные годы мало повлияли на состав лесных видов, большинство из которых успешно освоили вторичные леса; наиболее изменчивой по составу оказалась адвентивная фракция флоры (коэффициент Жаккара сходства описаний 1942 и 1996 гг. в целом для полных списков равнялся 0,73; для только аборигенных – 0,79; только заносных – 0,46; для лесных – 0,89).

Таким образом, рубка леса, значительно меняя облик ландшафта и являясь причиной изменения обилия многих видов, практически не влияет на разнообразие локальных флор. Причиной этого является существующая практика лесозаготовок, при которой значительные участки остаются в недорубах, на рубках практически всегда присутствуют куртины подроста и кустарников, кучи порубочных остатков, гниющих бревен. Все это служит убежищем таежным видам, которые впоследствии при смыкании крон возобновления древесных пород постепенно наращивают свое обилие.

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕЙНИКОВЫХ ВЫРУБОК

Прежде чем перейти к обсуждению процессов формирования структуры растительного сообщества вейниковой вырубки, необходимо обозначить свое отношение к некоторым понятиям фитоценологии и экологии растений. Это важно не столько для того, чтобы оперировать определенными (обозначенными) терминами, сколько для того, чтобы поместить результаты проведенных исследований в фитоценологическую систему.

5.1. СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ)

В фитоценологии нет единого подхода к понятию “структура растительного сообщества”, многие исследователи представляют структуру как синоним понятия “строение”, т.е. взаимное расположение элементов системы в пространстве (Шенников, 1964; Работнов, 1983). В.Н. Сукачев (1931) включал в “структуру” состав видов и их взаимоотношения. В.С. Ипатов (1970) предлагает разделять понятия “строение” (морфоструктура), включающее морфологически (внешне) выраженные части сообщества такие, как ярус, куртина и др., и “структура”, обозначающее способы связи элементов сообщества. По В.И. Василевичу (1983б) в основе понятия “структура” так же лежит взаимодействие элементов системы (растительного сообщества), обеспечивающее ее устойчивость. Такой подход ближе к общенаучному, философскому пониманию структуры. В то же время в философии “структура” выражает лишь то, что делает систему устойчивой и относительно неизменной при различных ее преобразованиях. Но фитоценотическая система не застывшее во времени образование, она изменяется и можно ли называть устойчивым сообщество, изменяющееся во времени? Т.А. Работнов (1973) считал, что можно говорить об устойчивости сообществ в случаях закономерных изменений их видового состава, количественного соотношения компонентов и продуктивности при сезонных, флуктуационных и demu-

тационных изменениях. Поскольку система возвращается к устойчивому состоянию, то такой подход, на первый взгляд, не противоречит общенаучному пониманию устойчивости. Но в случае закономерных изменений в направлении климакса (демутации) предпочтительнее все же говорить о развитии сообщества (Василевич, 1983б) из-за длительности процесса и, главным образом, потому, что система восстанавливается после разрушения, проходя несколько стадий сукцессии, а не возвращается к устойчивому состоянию после незначительных от него отклонений. Таким образом, структура растительного сообщества (фитоценотической системы) включает в себя элементы системы (растения, ценопопуляции, ценоячейки и т.п.), их связи и функции и обеспечивает устойчивость сообщества или его развитие. Аспект развития сообщества особенно важен в связи с исследованиями производных сообществ, в том числе вырубок.

При обсуждении структуры растительного сообщества различают внутреннюю и внешнюю структуры (Василевич, 1983б; Ипатов, Кирикова, 1997), при этом внутренней структурой растительного сообщества считают взаимоотношения ценоэлементов, его слагающих, в то время как внешняя структура определяет положение сообщества в биотопе и его функционирование как целого. Но, учитывая то, что растения в фитоценозе связаны, в основном, опосредованно – через изменение химических и физических свойств почвы (Мина, 1967; Эколого-физиологические..., 1968; Карпачевский и др., 1987; Breeman et al., 1997; и др.), атмосферы (Лашинский, 1981; Messier et al., 1998; и др.), через изменение состава микроорганизмов (Крышень, Кивиниemi, 1990; Гродницкая, 1996; Westover et al., 1997; и др.), разделить внутреннюю и внешнюю структуры сообщества возможно только теоретически.

Видовой состав сообщества следует рассматривать как часть его внутренней структуры, а его изменение в значительной степени отражает сложные процессы формирования этой структуры. Вопрос числа видов в сообществе (чем он определяется, какие закономерности его изменения в пространстве и во времени), безусловно, является одним из основных. По В.Н. Сукачеву (1931) под видовым составом понимаются все растения, находящиеся в сообществе независимо от состояния, в котором они находятся, в том числе и в виде семян. Методически учитывать состав семян при маршрутных геоботанических исследованиях практически невозможно, в то же время при анализе изменчивости сообщества и его состава необходимо представлять источники появления того или иного вида в сообществе, поэтому сведения о составе и сохранности семян в почве сообществ видятся очень ценными (Карпов, 1969; Работнов, 1975).

Как формируется видовой состав растительного сообщества, почему возможно сосуществование различных видов растений в пределах небольшой территории? В экологии на примере животных (Одум, 1975; и др.) эти процессы в значительной степени объясняются разделением экологических ниш. У растений, в принципе, отсутствует значимая для закона разделения экологических ниш пищевая специализация, все виды нуждаются в одних и тех же ресурсах: воде, питательных веществах, свете. Растениям также необходим субстрат для закрепления и развития своих органов. Таким образом, растениям в разной степени для каждого вида и для различных особей внутри вида требуется определенное минимальное пространство, обеспечивающее его жизнедеятельность, т.е. содержащее в себе все необходимое для существования этого растения. Применимость закона разделения экологических ниш для растительных сообществ вызывает сомнение и является вопросом для дополнительных исследований и широкого научного обсуждения (Василевич, 1979; 1992; Pacala, Tilman, 1994; Silvertown, 2004; и др.). Снизить конкуренцию за ресурсы и пространство (как интегральный ресурс) растения, конечно, могут смещением своих органов по отношению к органам другого растения в пространстве, главным образом по вертикали: глубина проникновения корней, высота растения – вынос ассимилирующих органов на разную высоту (Крышень, 1995б). Возможно также смещение потребления ресурсов во времени (Василевич, 1979; Крышень, 1995б), но в целом экологические ниши видов растений в сообществе практически совпадают, только незначительно расходясь по некоторым факторам среды или во времени. Полному же вытеснению одного вида другим из сообщества препятствует разнообразие (изменчивость) условий среды в пространстве и во времени. Виды отличаются чувствительностью к влиянию факторов среды и потребностью в ресурсе, поэтому изменения дают преимущество то одному, то другому виду. Большинство видов растений имеют приспособления для переживания неблагоприятного периода (в виде семян, или органов вегетативного размножения) и, фактически, оставаясь в сообществе, они выпадают из поверхностных геоботанических учетов, создавая видимость резкого изменения состава. Случайное распределение растений по площади на первом этапе развития сообщества и их закрепленность создают большое количество комбинаций соседей. Варьирующая среда, накладываясь на все эти многочисленные сочетания, обеспечивает их отбор и “движение” растений в сообществе.

Еще одно общепринятое в экологии правило колоколообразного (нормального) распределения обилия вдоль градиента экологического фактора не подтверждается для растительных сооб-

ществ. По данным P.R. Minchin (1989), только 45% исследованных им видов растений имело унимодальное и симметричное распределение вдоль градиента фактора, большинство же имеют равномерное или случайное распределение по градиенту фактора. Это указывает на разнообразие откликов вида на действие факторов, что также вносит свой вклад в создание условий для сосуществования большого количества видов в пределах сообщества.

Ценопопуляция – часть популяции вида в пределах фитоценоза – кроме того, что представляет собой элемент внутренней структуры, является еще и самостоятельной биологической системой, основная функция которой – поддержание устойчивого существования вида, в том числе и за пределами сообщества. Сохраняя генофонд (производя и распространяя диаспоры) – т.е. являясь также и частью системы “популяция”, ценопопуляция выполняет функцию ее устойчивого существования и расширения. Некоторые авторы (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Работнов, 1983; и др.) ограничивают популяцию рамками биогеоценоза, что вряд ли можно признать справедливым, так как случаи существования четких границ фитоценозов, являющихся к тому же препятствием для распространения диаспор вида, крайне редки. Заселение вырубок видами соседних сообществ – расширение границ популяции и выхода ее за пределы конкретного фитоценоза – может это прекрасно иллюстрировать. Являясь элементом внутренней структуры растительного сообщества, ценопопуляции всех видов, присутствующих в фитоценозе, взаимодействуют друг с другом, обеспечивая устойчивость системы.

В целом значение взаимоотношений растений в структуре и динамике растительных сообществ подчеркивалось В.Н. Сукачевым и подтверждалось многочисленными исследованиями (Карпов, 1967; Миркин и др., 1967; Tilman, 1982; Павлов и др., 1998; и др.). Традиционная российская фитоценология (Пачоский, 1921; Сукачев, 1931; Алехин, 1935; Раменский, 1971) рассматривает растительное сообщество как особое образование со своей средой и историей, а не как механическое соединение растений. В то же время механистический подход в последнее время популярен, так как позволяет с легкостью моделировать процессы, происходящие в ценозах, в том числе и взаимоотношения растений (Crawley, May, 1987; Keddy, Shipley, 1989; Damgaard, 1998; и др.). Представленные модели базируются, как правило, на различных упрощениях (аппроксимациях), которые часто лишают их (модели) всяческого биологического смысла, игнорируют многообразие форм взаимодействия растений, вырывают взаимодействующие растения из среды, через которую и проходит контакт.

Наиболее подробную, отражающую многообразие взаимоотношений растений в фитоценозе, классификацию разработали В.С. Ипатов и Л.А. Кирикова (2000), выделив 5 классов взаимоотношений, которые разделены на типы. В классе, определенном по субъектам взаимоотношений, выделены отдельные типы индивидуальных и коллективных взаимоотношений, при этом авторы справедливо отмечают, что в сообществе выделить индивидуальные взаимоотношения очень трудно, если не сказать невозможно. Все растения в сообществе так или иначе участвуют в создании особой среды сообщества, и взаимодействия происходят, как правило, через эту среду за исключением непосредственных (механических) контактов. Наибольший интерес представляет разделение типов взаимоотношений по реакции растений на воздействие или в авторской редакции (Ипатов, Кирикова, 2000) “по последствиям для растений”. При исследовании взаимоотношений растений отмечается и измеряется не взаимодействие вида А на вид Б, а реакция вида Б на воздействие вида А (Крышень, 1993). При неизменном воздействии (силе влияния) вида реакции на него разных видов будут разными. К тому же надо учитывать, что изменение растением одних условий может вызвать немедленную реакцию соседа, а на изменение других условий реакции может и не быть (Harper, 1977). В.С. Ипатов и Л.А. Кирикова справедливо уделяют этому классу взаимоотношений значительное внимание и подробно обсуждают типы взаимоотношений. “Конкуренция” понимается авторами узко – только как непропорциональное распределение ресурсов, находящихся в ограниченном количестве, в то время как общепринятым в биологии является понимание “конкуренции”, как любое активное соревнование (борьба) за ресурсы. Допуская пропорциональное распределение ресурсов, авторы называют такое взаимоотношение “взаимоограничением”. Здесь важно понимать, что характер взаимоотношений двух видов не являются постоянными, и зависит от внешних факторов, поэтому реально провести грань между “конкуренцией” и “взаимоограничением” очень сложно. Важным для понимания механизмов устойчивости растительных сообществ является тип “приспособительных (адаптационных) взаимоотношений”, заключающихся в том, что сила воздействия одного растения не превышает пределов толерантности (другими словами не вызывает заметной реакции) другого растения. В развивающихся сообществах, по мнению авторов, “изживание” – наиболее выраженный тип взаимоотношений, приводящий к элиминации временных (стадийных) видов. В этом классе выделены также типы взаимоотношений: “недопущение” (создание препятствий для закрепления вида в сообществе), “самоограничение” (недостаток

ресурсов для существования всех особей данного вида в сообществе), “самоблагоприятствование” (изменение среды в благоприятную для себя сторону, в том числе и способствуя развитию других видов растений). По способам воздействия В.С. Ипатов и Л.А. Кирикова (2000) выделяют “механические” (непосредственные контакты частями растений), “физические” (электромагнитные взаимодействия), “экологические” (через трансформацию среды), “информационно-биологические” (передача генетической информации), “ценотические” (собственно отношения, создающие особую среду сообщества, в том числе и информационные), “химические” (аллелопатия). Аллелопатию следует воспринимать не как подавление одного растения другим, а как способность растений воспринимать химические выделения других растений как сигналы и реагировать на них (Гродзинский, 1989; Крышень, 1993; 1996). Такая способность очень важна для растений, произрастающих в периодически разрушаемых сообществах (Крышень, 1995б). В этом случае химические взаимоотношения частично или полностью поглощаются типом “ценотические” взаимоотношения, также как и физические и частично другие из этого класса. Классификация взаимоотношения растений В.С. Ипатова и Л.А. Кириковой (2000) очень хорошо отражает разнообразие и сложность взаимоотношений растений, в то же время разделить их до всех указанных типов в практической работе вряд ли видится возможным.

Как было уже сказано, растения взаимодействуют, главным образом, через изменения среды, поэтому важным для фитоценологии и экологии растений является введенное в 1965 г. А.А. Урановым понятие фитогенного поля (ФП), которое он определил как “часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения” (с. 251). Вслед за статьей А.А. Уранова в 1960–1970-е гг. за рубежом появляется ряд работ (Opie, 1968; Bella, 1971; и др.), где предпринимается попытка моделирования взаимоотношения деревьев и используется понятие “зона влияния”. В 1985 г., не ссылаясь на исследования А.А. Уранова, американско-австралийская группа экологов формулирует теорию “экологического поля” (Wu et al., 1985; Walker et al., 1989), во многом повторяя идеи, высказанные ранее I.E. Bella (1971) и еще раньше А.А. Урановым (1965, 1968). До сих пор дискуссионными являются некоторые свойства ФП, такие как его границы и напряженность. Как это часто бывает, высказанные автором понятия и свойства явления в дальнейшем другие исследователи формализуют и подстраивают под задачи своих исследований. А.А. Уранов совершенно справедливо указывал на принципиальную бесконечность ФП, но

это оказалось неудобно для геоботанических исследований и было предложено границу ФП растения определять по наличию на его влияние видимой реакции других растений (Норин, 1987; Демьянов, 1989; 1996). Таким образом, размеры ФП поставлены в зависимость от чувствительности видов к влиянию источника ФП и от чувствительности методов исследований. Еще одним спорным вопросом было изменение напряженности ФП. По А.А. Уранову ФП мозаично, что является следствием сложного строения растения – источника ФП, а также изменчивости среды (Крышень, 1998). Многие авторы предлагают формулы для вычисления напряженности ФП (Котов, 1982; Wu et al., 1985; Walker et al., 1989; Ястребов, 1996; и др.), но, признавая мозаичность ФП, следует согласиться с А.А. Урановым (1965), подчеркивавшим то, что не наблюдается плавного снижения напряженности ФП с удалением от его источника и, как следствие, практически невозможно построить простую модель изменения напряженности ФП.

В связи с исследованиями динамики сообществ особенно важным является вопрос ФП сообщества или ценогенного поля (Демьянов, 1996). При обсуждении классификации взаимоотношений растений В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (2000) отмечалось, что следует отличать индивидуальные и коллективные взаимоотношения растений в сообществе. Несмотря на то, что всеми признается наличие особой среды, создаваемой растительным сообществом (Любарский, 1976; Норин, 1987, 1995; Ценопопуляции..., 1988; Демьянов, 1989, 1996), это даже отражается в определении фитоценоза, вопрос – что происходит в зоне контакта ФП двух и более особей, остается практически без ответа. Ранее наши исследования (Крышень, 1998) показали, что нельзя принять правило аддитивности, предложенное А.Б. Ястребовым (Ястребов, Лычаная, 1993). Да, при наложении двух зон одинакового качества, скажем, при сближении крон двух деревьев одного вида, происходит увеличение поступления осадков и смываемых ими веществ с соответствующим усилением влияния на виды напочвенного покрова. В зоне контакта корневых систем растений тоже можно ожидать увеличения потребления ресурсов и выделения продуктов жизнедеятельности. Этот ряд можно продолжить. Но будет ли это простым сложением напряженностей? Известно, что в зоне контакта корневых систем уменьшается масса корней каждого растения, а сближение крон вовсе не приводит к удвоению количества выпавших в промежутке между ними осадков (Волокитина, 1979) и этот ряд можно продолжать. Фитогенное поле сообщества следует рассматривать как часть его структуры – как физическое пространство, измененное жизнедеятельностью сообщества, в котором происходит взаимодействие растений – эле-

ментов структуры сообщества. Растительное сообщество это открытая система, состояние которой зависит от множества внешних факторов. Создаваемая им среда обеспечивает стабильность сообщества (Крышень, 19956) или его развитие в направлении климакса (Разумовский, 1981; Ипатов, 1990) при колебании параметров внешних факторов в определенных пределах.

Дальнейшее изложение результатов исследований на 20 ППП на вейниковых вырубках продемонстрирует как относительно простые процессы с точки зрения развития или взаимодействия отдельных растений усложняются при обсуждении существования сообщества, подтверждая тем самым тезис И.К. Пачоского (1921) о том, что растительное сообщество не является простым механическим соединением множества растений, а представляет собой новое качество, новое образование, развивающееся по своим законам (социальным) и собственно являющееся объектом науки фитоценологии (фитосоциологии).

5.2. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕЙНИКОВЫХ ВЫРУБОК

Изменения видового разнообразия сообщества в процессе восстановительных сукцессий описаны для различных сообществ и растительных зон (Маслаков, Колесников, 1968; Kirby, 1988; Аникеева, 1989; Каразия, 1989; Tonteri, 1994; Работнов, 1995; Chiarucci, 1996; Zobel et al, 1996; Dynesius et al, 1997; Комолова, Мирин, 1999; Минкевич и др., 2003; и др.). Данные и их интерпретация различаются, что не удивительно, учитывая разброс условий исследований и количество факторов, влияющих на процессы формирования структуры растительных сообществ.

Десятилетние наблюдения на вейниковых вырубках, а также описания сообществ разного возраста в условиях ельников черничных позволяют говорить о некоторых закономерностях изменения видового разнообразия сообществ во времени и в пространстве. Относительно богатые почвы и благоприятный режим увлажнения в условиях ельников черничных, где проводились исследования, делают разнообразными начальные стадии восстановительных сукцессий (см. также гл. 6), а набор местообитаний (от сельскохозяйственных полей и дорог до спелых сосновых и еловых лесов) вблизи исследуемых участков обеспечивает высокое видовое разнообразие сообществ. Всего на 20 ППП в течение 10 лет обнаружено 92 вида сосудистых растений (см. табл. 29), т.е. на 1000 кв. м произрастало порядка 10% видов сосудистых растений Заонежского флористического района, в котором и проводи-

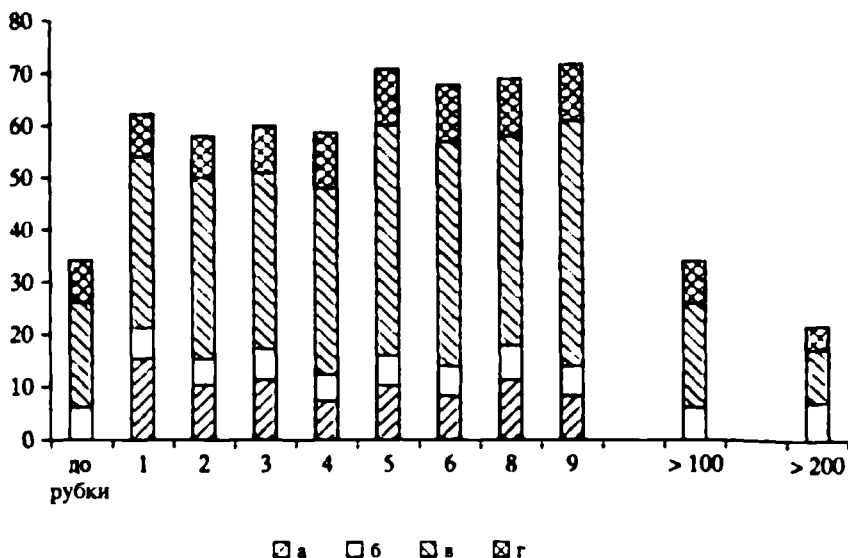


Рис. 10. Изменение видового состава растительных сообществ в ряду веяничко-вые вырубкы – спелый ельничек черничный

Условные обозначения: а – сорные виды; б – кустарнички и таежное мелкотравье; в – виды, произрастающие в осветленных лесах, по лугам, опушкам, вдоль дорог; г – древесные растения.

По оси абсцисс – число лет после рубки, по оси ординат – количество видов

лись исследования. При этом только 38 видов встречены во все годы, т.е. более 50% общего количества видов представляют непостоянную составляющую даже для короткого 10-летнего периода развития сообщества вырубкы. Подобную изменчивость видового состава – “странствование” микросообществ и смену доминант отмечал также С.П. Каразия (1989) на вырубках ельников в Литве. Из 92 видов только 35 участвовали в сложении вторичных (100- 120 летних) сообществ, находящихся по соседству, а из этих 35 видов – 24 присутствовали на вырубке во все годы. В коренных ельниках черничных в данном экотопе обычны только 20 видов из обнаруженных, практически все они входят в число постоянно присутствующих на вырубке и во вторичных лесах (рис. 10). Таким образом, представленный ряд показывает, что разнообразие сообществ в ряду вырубкы-ельничек черничный с приближением к климаксу снижается. Подобная ситуация описана также Н.В. Ку-

¹ Элементарное местообитание понимается как участок суши или водоема достаточный по размерам и наделенный свойствами необходимыми для существования одного организма определенного вида, в данном исследовании сосуди-стого растения.

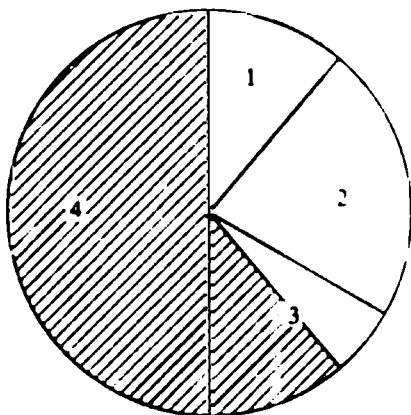


Рис. 11. Ценотическая структура видового состава растительных сообществ ельниковых вырубок

1,3,4 – луговые и сорные виды, из них: 1 – постоянно присутствующие на вырубках; 2 – виды коренных ельников черничных (20 видов); 2,3 – виды стадии смешанного леса (35 видов); заштрихована непостоянная составляющая видового состава вырубок

ксиной и Н.Г. Улановой (2000) для Тверской области, Г.П. Минкевичем с соавторами (2003) для ельников черничных Ленинградской области, К.И. Kirby (1988) для юга Великобритании, М. Dynesius (1997) для лесов Швеции. По С.П. Каразия (1989) в промежутке от вырубки до спелого леса выделяются два пика численности – на стадии вырубки и (несколько меньший) – в возрасте 40–50 лет, когда происходит интенсивное самоизреживание древесного яруса. Если убрать в нашем случае группу непостоянных видов (рис. 11), мы получим картину близкую к описанной в публикациях финских исследователей (см. Tonteri, 1994): видовое разнообразие увеличивается до 60–80–100 лет, а потом снижается с приближением к климаксу.

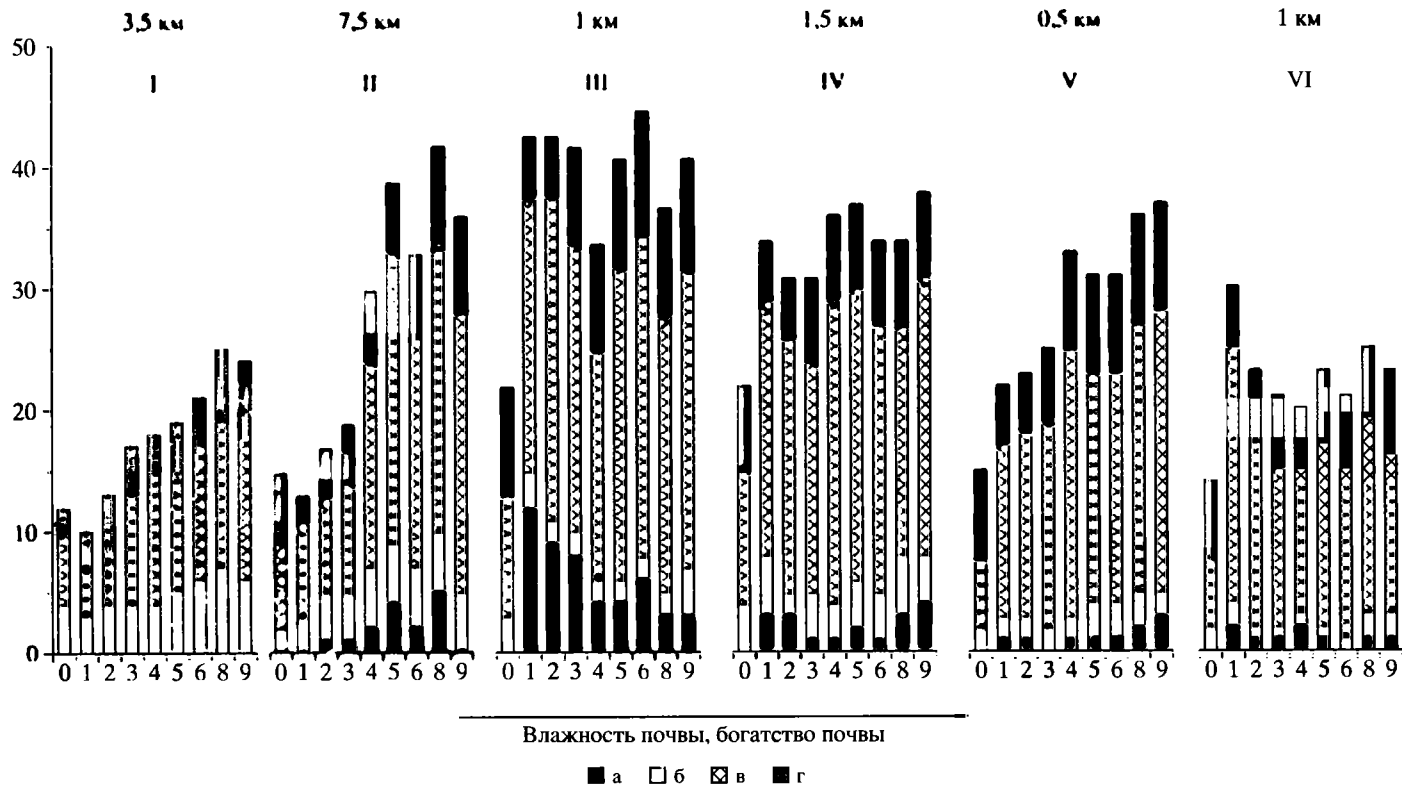
Если рассматривать потенциальный видовой состав, то он складывается под действием нескольких ограничений. Первое – географическое положение фитоценоза, по этому критерию в нем не может присутствовать видов больше, чем произрастает в соответствующем флористическом районе. Второе ограничение – лесорастительные условия (условия экотопа). Набор элементарных местообитаний¹, т.е. фактически все возможные сочетания экологических характеристик как естественных (рельеф, физические и химические свойства субстрата, освещенность и т.п.), так и антропогенных, особенно в случае использования мощных механизмов – это третья группа ограничений. Деятельность животных можно отнести сюда же. Естественно, что чем больше разнообразие элементарных местообитаний, тем выше видовое разнообразие. В то же время взаимоотношения растений лучше выделить в отдельную – четвертую группу ограничений. В ряду вырубка – климаксовый лес географическое положение и лесорастительные условия накладывают одинаковые ограниче-

ния, если рассматриваются сообщества, расположенные вблизи друг друга. Набор элементарных местообитаний из-за мощного влияния антропогенного фактора на вырубке значительно выше, чем в лесу, а взаимоотношения растений в первые год–два после рубки древостоя и разрушения напочвенного покрова не накладывают серьезных ограничений на прорастание и приживаемость зачатков растений, занесенных на вырубку. Все это приводит к тому, что потенциальный видовой состав вырубки выше, чем в климаксовом лесу в сходных лесорастительных условиях. Будет ли реализован потенциальный видовой состав, зависит от множества факторов, в нашем случае ведущим является антропогенный. Финскими учеными (Jalonen, Vanha-Majamaa, 2001) приводятся результаты исследований, показывающие незначительное снижение видового состава сосудистых растений сразу после рубки в южнотаежных ельниках. Такой результат вызван моментальной реакцией сообщества на катастрофическое нарушение: часть видов “ушла” или так резко сократила численность, что не попала на пробные площадки, к сожалению, авторы не рассматривали дальнейшее (на 2-й и последующие годы) изменение структуры и состава сообщества.

В чем заключаются причины присутствия большого количества непостоянных (временных) видов на исследованной вырубке по сравнению с финскими условиями (Tonteri, 1994)? Во-первых, занос зачатков с посадочным материалом, а точнее с грунтом, с питомников. В Карелии посадочный материал выращивается в основном в открытом грунте, в Финляндии – в теплицах, в условиях, по сравнению с карельскими, – почти стерильных. Во-вторых, посадочные работы на вырубках в Карелии проходят одновременно с полевыми сельскохозяйственными работами, и если вырубка расположена вблизи населенного пункта трактор зачастую используется на огородах в близлежащих селениях. Техника передвигается своим ходом, поэтому нет ничего удивительного в широком присутствии видов, произрастающих по обочинам дорог. Ряд подобных случайностей, превратившихся в закономерности, можно продолжить. Надо сказать, что все эти виды, случайно занесенные человеком на вырубку, не имеют серьезного лесохозяйственного значения, так как злостными сорняками посадок хвойных они не являются. А вот для экосистемы вырубки (как и многих других) в целом увеличение числа видов может играть важную роль, повышая продуктивность и эластичность системы (Naeem, 1998), а также интенсифицируя процессы почвообразования (Tilman et al., 1996).

Динамика видового состава на шести вырубках показана на рис. 12. Во всех случаях число видов после рубки древостоя

Расстояние до ближайшего населенного пункта



увеличилось. На более богатых местообитаниях, расположенных вблизи населенных пунктов, видовое разнообразие сообществ выросло скачкообразно, а в условиях бедных почв на относительно удаленных от деревни и сельхозугодий вырубках количество видов росло постепенно за счет луговых трав. Вырубка III (см. рис. 12), отличавшаяся “вспышкой” числа сорных видов в первый год после рубки, расположена вблизи лугов у деревни. Здесь происходило постепенное замещение сорных видов луговыми без снижения видового разнообразия сообщества. Почвенное богатство и увлажнение (вырубка VI, см. рис. 12) определяли не число видов, а биомассу доминантов: высота иван-чая и генеративных побегов вейника лесного превосходила 2 м. Максимальное же видовое разнообразие определялось близостью источников семян (сельхозполя, огороды, луга, обочины дорог). Хорошей иллюстрацией влияния антропогенного влияния может быть изменение видового разнообразия на вырубке II (см. рис. 12), максимально удаленной от населенного пункта, но расположенной непосредственно у дороги, ведущей к дачному кооперативу. Здесь сорные растения появились не в первый год, а заносились постепенно и исчезли с момента смыкания крон лиственных. Что связано, по видимому, с заносом семян дачниками, заходящими на вырубку для сбора грибов и ягод.

Богатство и изменчивость видового состава изученных вырубок побудили применить методику по типам мобильности, опубликованную Ван дер Маарелем (Van der Maarel, 1998). В массиве описаний (20 пробных площадей за десять лет) было выделено 4 пространственных и 3 временных категории. Анализ полученной 12-польной таблицы (табл. 28) позволил выделить 5 групп видов по признакам встречаемости (типы мобильности по Ван дер Маарелю).

Анализируя “типы мобильности” можно сделать следующие заключения. Основу сообщества составляют постоянные виды (табл. 29), все они хорошо представлены во вторичных смешанных лесах и так или иначе присутствуют в климаксовых ельниках черничных, т.е. в полной мере отвечают своему названию. Формальным признаком, отличающим “распространенные” виды от “постоянных”, является присутствие не на всех ППП, и именно по этому формальному признаку в группу “распростра-

Рис. 12. Изменение видового состава растительных сообществ вейниковых вырубok в первые 9 лет после рубки вторичных ельников черничных

а – синантропные виды, б – таежное мелкотравье и кустарнички, в – виды лугов, опушек, обочин дорог, г – деревья и кустарники. По оси абсцисс – число лет после рубки (0 – сообщество до рубки), по оси ординат – количество видов

Таблица 28

Распределение видов по пространственно-временным группам встречаемости

Пространство \ Время		Вид встречался		
		1-2 года	3-6 лет	7-8 лет
Вид встречался на	1 - 2 ПП	15 а	16 б	2 с
	3 - 7 ПП	2 а	11 б	14 с
	8 - 17 ПП	0	3 б	21 d
	18 - 20 ПП	0	0	9 е

Условные обозначения: а - случайные виды; б - временные; с - локальные; d - распространенные; е - постоянные

ненные” попали такие виды как *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, которые по своим эколого-ценотическим свойствам должны были бы принадлежать к группе “постоянных” видов. Другие же виды из этой группы отличаются более узким диапазоном приемлемых экологических условий (хорошим примером может служить *Alnus incana*, более требовательная к почвенному богатству, чем *Betula* spp., отнесенная в группу постоянных), т.е. по смыслу больше соответствуют группе “локальные”.

Как и любая другая формализация биологических процессов и явлений, эта имеет множество несоответствий и вызывает много вопросов, особенно относительно выделения групп “временных” и “локальных” видов. Во “временные” попали: 1) виды, действительно временные (напр. *Rubus idaeus*), а также: 2) по сути “случайные” виды (напр. *Cirsium setosum*), формально отнесенные в другую группу из-за несколько более широкого распространения, 3) “пульсирующие” (термин Ван дер Маареля) – виды, встреченные на одних и тех же ППП в отдельные годы. В “локальных” видах можно выделить 1) группу собственно локальных – виды, присутствовавшие на каких-либо ППП во все годы; 2) “циркулирующие” – виды, отмеченные практически во все годы, но на разных ППП; 3) “пульсирующие” – в отличие от подобной группы из “временных” видов встречаются на большом количестве ППП, но реже. Также можно описать практически все возможные переходные формы.

Группа случайных видов представлена синантропными и некоторыми луговыми видами, занесенными на вырубку человеком

Таблица 29

Распределение видов сосудистых растений по группам встречаемости
и изменение их состава и обилия по годам на веяниковых вырубках

Вид	Обилие								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	Лес до рубки
Случайные виды									
<i>Centaurea phrygia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chenopodium album</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Equisetum arvense</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Fallopia convolvulus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lathyrus vernus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus repens</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Rumex longifolius</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Urtica dioica</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>Viola arvensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Viola tricolor</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Всего видов	5	3	2	1	4	3	0	3	1
Временные виды									
<i>Antennaria dioica</i>	0	0	0	0	0	2	1	2	0
<i>Calluna vulgaris</i>	0	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Centaurea jacea</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Cirsium setosum</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Daphne mezereum</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Elymus caninus</i>	1	1	1	2	2	1	0	0	0
<i>Elytrigia repens</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Epilobium palustre</i>	2	2	0	2	1	0	1	1	0
<i>Filipendula ulmaria</i>	2	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Galeopsis bifida</i>	3	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Hieracium pilosella</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Leontodon autumnalis</i>	1	2	0	0	1	1	1	1	0
<i>Linaria vulgaris</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Lupinus polyphyllus</i>	0	0	1	2	2	0	1	1	0
<i>Melica nutans</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>Oberna behen</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Omalotheca sylvatica</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Orthilia secunda</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Padus avium</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	0

Таблица 29 (продолжение)

Вид	Обилие								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	Лес до рубки
<i>Paris quadrifolia</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>Prunella vulgaris</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Rosa majalis</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	0
<i>Rumex acetosella</i>	1	2	2	2	0	0	1	0	0
<i>Stellaria media</i>	1	2	1	0	1	1	0	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Tussilago farfara</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	1	3	2	2	2	2	0
<i>Vicia sylvatica</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Viola canina</i>	1	0	0	1	1	1	1	2	0
Всего видов	15	10	12	13	22	20	24	20	4
Локальные виды									
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Aegopodium podagraria</i>	2	2	2	1	2	1	1	0	0
<i>Alchemilla acutiloba</i>	1	1	1	1	2	1	1	2	0
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0	2	1	2	2	1	1	2	1
<i>Hieracium umbellatum</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0
<i>Hypericum maculatum</i>	1	1	1	2	1	2	2	2	0
<i>Knautia arvensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	0
<i>Lathyrus pratensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Maianthemum bifolium</i>	1	2	1	1	1	1	1	2	1
<i>Myosotis arvensis</i>	1	2	1	2	2	1	1	1	0
<i>Oxalis acetosella</i>	2	1	1	1	2	2	2	2	2
<i>Potentilla erecta</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	0
<i>Ranunculus acris</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	0
<i>Trifolium pratense</i>	1	2	2	1	2	1	1	1	0
<i>Vicia cracca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Всего видов	14	15	15	15	15	14	15	14	3
Распространенные виды									
<i>Agrostis tenuis</i>	3	4	4	4	4	4	4	4	0
<i>Alnus incana</i>	2	3	3	3	3	3	3	4	2*
<i>Angelica sylvestris</i>	2	3	2	3	2	2	2	3	2
<i>Anthriscus sylvestris</i>	3	2	2	3	2	3	2	3	0
<i>Avenella flexuosa</i>	2	3	3	4	4	3	4	4	4
<i>Campanula persicifolia</i>	2	2	2	2	2	1	2	2	1
<i>Cirsium vulgare</i>	1	1	2	3	2	1	1	1	0
<i>Fragaria vesca</i>	2	3	3	2	2	2	1	2	1
<i>Galium album</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	2	2	3	2	1	2	2	0
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1	2	1	1	1	2	0	1	0

Таблица 29 (окончание)

Вид	Обилие								
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1997	1998	Лес до рубки
<i>Luzula pilosa</i>	1	2	2	2	1	2	2	1	0
<i>Melampyrum nemorosum</i>	3	2	2	2	2	2	1	2	1
<i>Pinus sylvestris</i>	1	1	1	1	2	1	2	2	1*
<i>Populus tremula</i>	2	3	3	3	3	3	4	3	1*
<i>Rubus idaeus</i>	1	2	2	3	3	2	2	2	2
<i>Salix caprea</i>	1	2	2	3	4	4	3	3	2*
<i>Stellaria graminea</i>	3	2	2	2	2	2	1	2	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	2	2	2	2	2	2	3	2
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	3	3	3	3	2	3	2	1
Всего видов	21	21	21	21	21	21	21	21	14
Постоянные виды									
<i>Betula pubescens</i>	1	1	2	3	3	4	4	4	1*
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	4	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	3	4	4	4	4	4	5	5	2
<i>Convallaria majalis</i>	2	2	2	2	3	3	3	2	3
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	2
<i>Picea abies</i>	1	1	1	1	2	2	3	3	3
<i>Rubus saxatilis</i>	3	3	4	3	4	4	4	3	3
<i>Solidago virgaurea</i>	3	3	3	2	3	3	2	2	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Всего видов	9	9	9	9	9	9	9	9	9
Виды, встреченные только в сообществе до рубки									
<i>Juniperus communis</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Всего видов сосудистых растений	62	57	59	59	71	67	68	67	35

Примечание: шкала обилия видов: 1 – вид встретился единично на 1–3 ППП; 2 – вид встречен на нескольких пробных площадях, но его покрытие не превышало 5%; 3 – вид встречен на большинстве ППП с незначительным покрытием (до 5%) или на 1–3 ППП с покрытием 10–15%; 4 – вид распространен на большинстве ППП и имел покрытие 10–25% и более хотя бы на нескольких из них; 5 – вид встречен практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало 30%.

* учитывалось возобновление до 1,5 м высотой.

и произраставшими там в течение короткого периода, пока было достаточно свободного пространства.

Таким образом, метод достаточно четко выделяет крайние группы “постоянных” и “случайных” видов, в то время как все промежуточные группы представляют собой непрерывный ряд переходных форм. В этом ряду можно выделить два ядра: “локальные” и “временные” виды. В целом, анализ распределения видов по пространственно-временным группам встречаемости может быть полезен при изучении эколого-ценотических свойств видов.

Все виды сосудистых растений, участвующие в заселении вырубки, можно условно разбить на 3 группы по эколого-ценотическим признакам.

1-я группа – синантропные виды. Максимальное разнообразие эта группа имела в первый год (см. рис. 10, 12), когда было достаточно свободного пространства, и происходил интенсивный занос семян сорных растений, обусловленный лесохозяйственными работами (обработка почвы, посадка саженцев). Обилие большинства видов из этой группы равнялось 1, т.е. они встречались единично на 1–2 ППП. Некоторые колебания числа видов и их обилия в последующие годы связаны, по-видимому, с изменениями погодных условий. Возможны также ошибки учета – велика вероятность пропуска единичных экземпляров мелких сорняков, произрастающих в зарослях вейника или полевицы (описание растительности проводилось как можно аккуратнее, чтобы не нарушить ход естественного зарастания вырубки). Сорные растения характеризуются пластичностью, высокой семенной продуктивностью и способностью семян в течение долгих лет сохранять жизнеспособность. Поэтому, несмотря на очевидную тенденцию к снижению числа синантропных видов (к 100 годам – полное их отсутствие), в отдельные годы можно ожидать некоторое подобие вспышек численности отдельных сорных видов, обусловленных внешними факторами, в первую очередь, зоогенными и погодными. В значительной степени изменение обилия вида определяется его биологическими особенностями. К примеру, *Gaieopsis bifida* и *Fallopia convolvulus* имели довольно высокое обилие только в первый год (на отдельных ППП покрытие превышало 30%), далее оно снизилось или вид исчез. Здесь, по-видимому, сыграл роль занос семян техникой или с почвой из лесных питомников. *Cirsium vulgare* был также занесен на вырубку с деревенских огородов или с полей лесных питомников, но в отличие от описанных выше видов, его максимальное обилие наблюдалось только на 4-й год. В группу синантропных видов был включен и *Lupinus polyphyllus*, опытные посевы которого вплотную примыкали к

двум ППП на веяниково-разнотравной вырубке, где и было отмечено достаточно высокое проективное покрытие этого вида на 4–5-й год после рубки, далее его обилие снижалось.

2-я группа – кустарнички и таежное мелкотравье, т.е. в большинстве своем это виды типичные для коренных ельников черничных. Исключение составляет *Calluna vulgaris*, который в исследованных условиях отсутствует уже в 100-летних производных древостоях. Обилие видов этой группы незначительно на протяжении всего срока обследования. Общим для всей группы являлось то, что эти виды концентрировались вокруг пней и имели максимальное проективное покрытие на двух ППП, заложенных на месте вырубленных елового и соснового древостоев без примеси лиственных пород, на бедных подзолах. Описывая сукцессии в подзоне южной тайги, Т.А. Работнов (1995) указывает на исчезновение таежных теневыносливых видов, которые появляются затем только на стадии мелколиственного леса. В нашем случае практически все виды, характерные для коренных ельников данного региона (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium* и др.), сохраняются в небольших количествах вокруг пней или под пологом *Chamaenerion angustifolium*. С восстановлением древесного полога обилие их возрастает и достигает уровня, бывшего до рубки, что продемонстрировали и исследования других авторов (Schoonmaker, McKee, 1998).

3-я группа – виды производных хвойно-лиственных древостоев, лугов, опушек, обочин дорог. Часть из них присутствовала в составе сообщества до рубки в вегетирующем состоянии, часть – в виде покоящихся семян, остальные занесены на вырубку из окрестных луговых и рудеральных сообществ. Это самая многочисленная группа, определяющая разнообразие сообщества (см. рис. 10, 12). Абсолютное большинство видов в этой группе имеет обилие 1–2 балла, т.е. их участие в структуре сообщества незначительно. Численность видов с обилием 1–2 балла подвержена наибольшим колебаниям. Как и в случае с сорными видами, причинами отсутствия-присутствия и изменения обилия могут являться погодные, зоогенные факторы. Численность видов с обилием 3 балла несколько снижалась с годами, что обусловлено или повышением, или снижением обилия этих видов и переходом в соответствующую группу. Основу группы видов с обилием 3 балла и выше составляли виды, достаточно обильно произраставшие под пологом бывшего хвойно-лиственного насаждения: *Angelica sylvestris*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, а также *Agrostis tenuis*, доминирующая вдоль лесовозных дорог и по краям сельскохозяйственных полей.

Отдельно выделена 4-я группа – древесные растения. В целом, развитие древесных растений происходило в 3 этапа. Первый этап – заселение территории, внедрение в сообщество. Второй этап – возобновление древесных пород по высоте не превышает травяно-кустарничковый ярус. Третий этап начинается у большинства древесных пород с шестого года (см. также Dugness, 1973) – выход по высоте из пространства травяно-кустарничкового яруса – начало формирования древесного яруса.

С началом третьего этапа следовало бы ожидать снижения проективного покрытия светлюбивых злаков – доминантов травяно-кустарничкового яруса, но этого не произошло. Незначительное снижение обилия *Calamagrostis arundinacea* и *Agrostis tenuis* не подтверждено статистически. Одной из причин может являться “инерционность” процессов, происходящих в сообществе: корневищные злаки с большой биомассой не реагируют моментально на усиление влияния того или иного вида. Кроме того, в этот момент еще достаточно света под пологом лиственных пород, много просветов в пологе, а на богатых вырубках в условиях ельников черничных конкуренция за питательные вещества и воду не очень выражена. В то же время достоверно увеличилось обилие *Avenella flexuosa* на отдельных ППП и *Chamaenerion angustifolium* – повсеместно, кроме ППП, расположенной на месте сжигания порубочных остатков.

Для характеристики сообщества используются различные показатели разнообразия (ПР), в том числе и коэффициент Симпсона. Его значение отражает не только количество видов, но и их соотношение в сообществе. В целом можно говорить о некотором повышении значений ПР с возрастом вырубки, что обусловлено не столько увеличением количества, сколько выравниванием обилия видов, участвующих в сложении сообщества. Минимальные значения ПР отмечаются для двулетних вырубков. В этот момент на вырубке, как правило, складывается ситуация, когда сорные растения и другие виды, в значительном количестве появившиеся на освободившемся пространстве, уходят под воздействием *Calamagrostis arundinacea* (иногда другого вида), достигающего ко второму году максимального обилия. Далее постепенно происходит увеличение значимости других злаков и *Chamaenerion angustifolium*, а немного позже – древесных видов. Таким образом, без заметного снижения покрытия *Calamagrostis arundinacea* и увеличения числа видов наблюдается повышение ПР из-за выравнивания обилий видов.

На рис. 13 показано распределение всех описаний ППП за все годы по значению ПР Симпсона. Большинство ППП характеризуется высокими значениями коэффициента. Исключение соста-

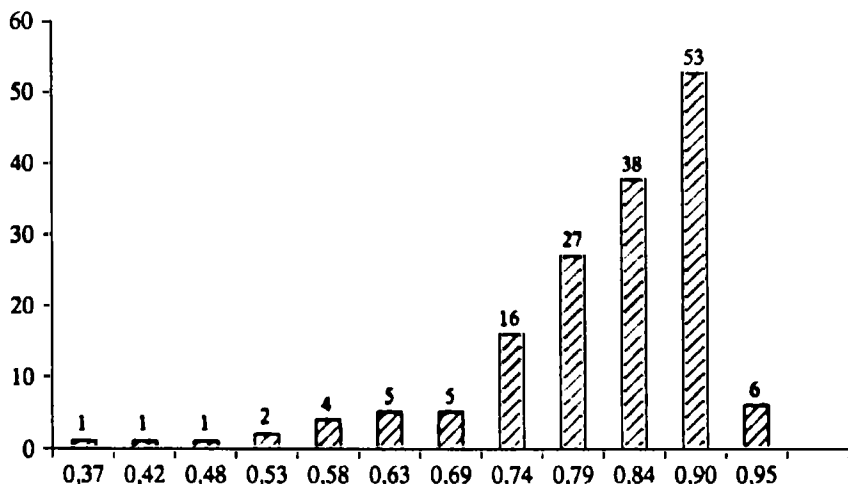
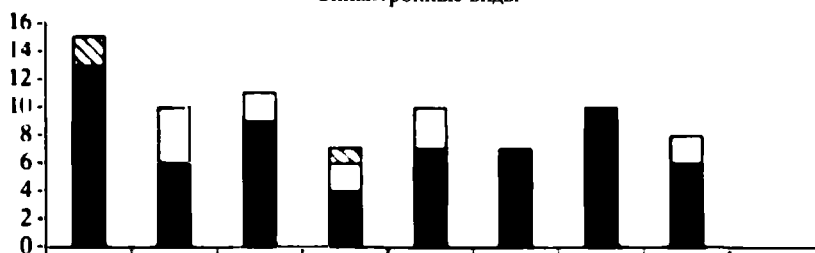


Рис. 13. Распределение описаний ППП по значению показателя разнообразия Симпсона

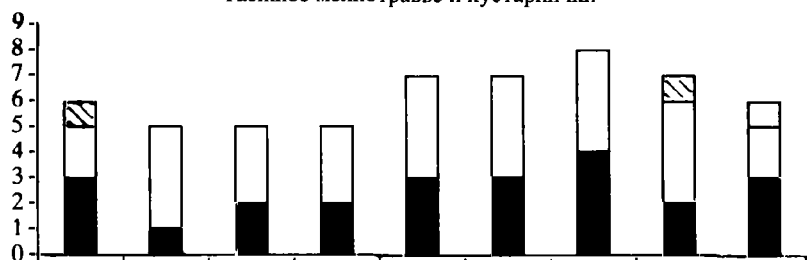
По оси абсцисс – значения коэффициента Симпсона, по оси ординат – количество описаний

влияют ППП, на которых в первые годы наблюдалось очень высокое проективное покрытие только одного вида. Почти для половины ППП отмечается снижение показателей разнообразия на второй год после рубки, что объясняется максимальным обилием *Calamagrostis arundinacea* и снижением количества видов за счет исчезновения сорных растений. Максимальные ПР Симпсона ($> 0,9$) характеризуют шесть описаний (см. рис. 13). Два из них – описания девятилетних вырубок, и ПР на этих ППП повышался из года в год за счет выравнивания обилия нескольких видов. Представляют интерес описания 20-й ППП, заложенной на участке с полностью уничтоженным органомным горизонтом почвы, в 5-й и 6-й годы после рубки древостоя. К 5-му году здесь общее покрытие достигло 20%, а количество видов сосудистых растений – 22, что и обусловило высокое значение коэффициента Симпсона. Снижение ПР на 7-й год, несмотря на продолжающееся увеличение числа видов, вызвано появлением двух видов со значительно превосходящими остальные показатели обилия (*Calamagrostis arundinacea*, *Picea abies*). Еще одна ППП (№ 1) имела высокие ПР в первый год. Здесь на сильно нарушенном почвенном покрове произрастали слабые растения сорных и луговых видов (1-я ППП располагалась в непосредственной близости к лесной дороге и недалеко от луга), проективное покрытие всего 5% при 25 видах. В следующий год происходило снижение количества видов при резком (до 70%) увеличении проективного по-

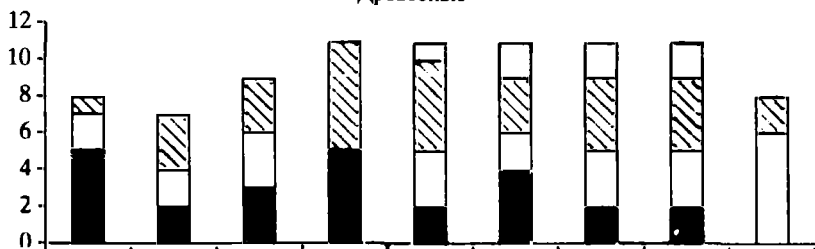
Синантропные виды



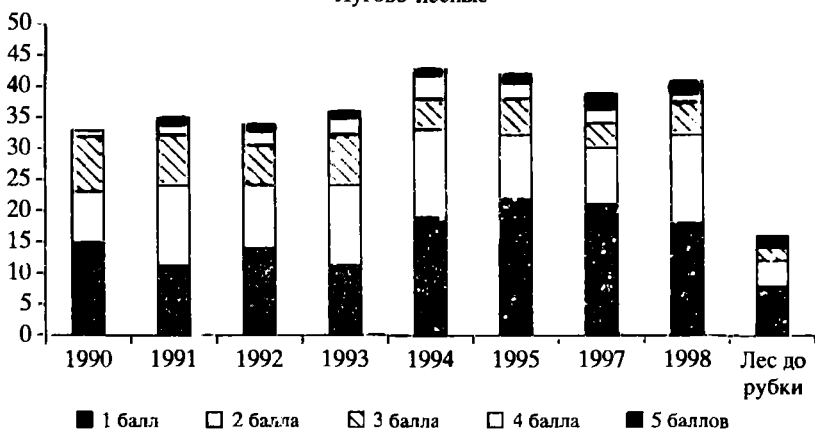
Таежное мелкотравье и кустарнички



Древесные



Лугово-лесные



крытия за счет, в основном, *Calamagrostis arundinacea*, что привело к снижению ПР.

Интересно проследить соотношение видов, имеющих различное обилие (рис. 14). Число видов с обилием 1 балл было максимальным в первый и пятый годы после рубки древостоя. В первый год происходило интенсивное заселение освободившейся территории растениями из соседних сообществ. Обилие “переселенцев” не могло быть высоким. 2-й и 3-й годы – это время разрастания на свободные участки, которых еще достаточно. В этот период наблюдалось незначительное увеличение числа видов. Начиная с 4-го года после рубки, картина менялась: падало видовое разнообразие (исчезали сеgetальные, рудеральные и некоторые луговые виды), увеличивалось число видов с обилием 1 балл, на этот раз за счет вытесняемых видов. Возросло число видов с высоким обилием. К преобладающим злакам и *Chamaenerion angustifolium* добавились древесные виды. Число видов с низким проективным покрытием (до 5%), но встретившихся на нескольких ППП, изменялось так же, как и общее число видов – это наиболее обширная группа, обеспечивающая разнообразие сообщества. Колебания числа видов с обилием 3 балла (покрытие вида невысокое, но он встречается на большинстве ППП или покрытие 5–10%, но встречается на отдельных ППП) были незначительными.

Если рассматривать изменение видового разнообразия судистых растений не в целом на всех площадках, а на каждой из них по годам, то картина меняется. В первый год на каждой площадке в 50 м² в среднем насчитывалось 13 видов, но разброс количества видов был от 0 до 23. На второй год незначительно снижается количество и сужается диапазон варьирования от 2 до 20. Далее с каждым годом среднее количество видов неуклонно и незначительно возрастает до 19, но происходит это, в основном, за счет повышения нижней границы, то есть минимального количества видов. Е.Л. Маслаков и Б.П. Колесников (1968), описывая изменения вырубки в среднетаежной подзоне Урала, также отмечали стабильность видового состава при достаточно существенных изменениях их обилия и строения сообщества.

Рис. 14. Изменение количества видов с различным обилием по годам

Шкала обилия: 1 – вид встретился единично на 1–3 ППП; 2 – встречается на нескольких пробных площадях, но его покрытие не превышало 5%; 3 – вид встречается на большинстве ППП с незначительным покрытием (до 5%) или на 1–3 ППП с покрытием 10–15%; 4 – вид распространен на большинстве ППП и имел покрытие 10–25% и более хотя бы на нескольких из них; 5 – вид встречается практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало 30%. По оси ординат – количество видов

Таким образом, механизированная рубка леса и лесокультурные работы способствуют созданию множества разнообразных элементарных местообитаний, что, в свою очередь, определяет высокое потенциальное видовое разнообразие на вырубках. Степень реализации потенциального видового состава определяется на вырубке многими факторами, преимущественно антропогенными. Основу видового разнообразия в первый год составляли виды, обитавшие под пологом вырубленного леса и в непосредственной близости к нему; они быстро заселили освободившееся пространство. Следует отметить значительное участие сорных видов в строении сообщества в первый год восстановления растительности на изучаемых вырубках. Занос семян сорняков происходил с посадочным материалом и техникой. В следующие 2–3 года происходило вытеснение с вырубки синантропных и некоторых луговых видов при все еще возрастающем обилии злаков или иван-чая. На этой стадии начинало проявляться влияние древесных растений, которые к шестому году по высоте уже превосходили большинство травянистых растений. Формирующаяся ярусность и снижение влияния доминирующих злаков привели к смене состава видов, но не к снижению их общего числа. В целом количество видов в это время сравнимо с таковым для луговых сообществ в сходных условиях (Раменская, 1958), что отмечалось также другими авторами (Dzwonko, Loster, 1998). Наибольшие изменения происходили в группе видов, обитающих преимущественно на лугах, по опушкам и в смешанных лесах. Всего из этой группы в заселении вырубок участвовало 57 видов. Видовой состав исследованных ППП обновился в течение 9 лет почти на половину. Эти данные свидетельствуют о динамичности процессов, происходящих в сообществах вырубок в первые годы. Число сорных видов после снижения на 2-й год далее незначительно колеблется, что связано с наличием жизнеспособных семян в почве вырубок, хотя возможен занос зачатков с близлежащих полей и огородов. Количество видов типичных для напочвенного покрова спелых еловых лесов оставалось постоянным, произрастали эти виды около пней, где злаки практически отсутствовали. Число древесных видов несколько увеличилось в первые годы за счет заселения вырубок малиной и шиповником и далее оставалось постоянным.

Различия в процессах, происходящих на отдельных ППП и, в то же время, сходство направления развития для всех ППП подтверждают то, что разнообразие сообщества нельзя рассматривать как простой набор видов, независимо распределенных на определенной территории – это функция коллектива видов.

5.3. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДОМИНАНТОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЫРУБОК И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РОСТ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ

По взаимоотношениям растений на вырубках не так много сведений (Корелина, 1959; Стальская, 1959; Перевозникова, 1998), в большинстве же случаев обсуждается влияние травянистых и древесных видов на культуры или естественное возобновление ценных древесных пород (Голомедова, 1964; Уайльд, 1969; Смоляницкая, 1978; и др.).

5.3.1. Взаимоотношения доминантов растительного покрова на вейниковой вырубке

При обсуждении результатов исследований взаимоотношений доминантов растительного покрова вейниковых вырубок приводятся характеристики видов, которые сделаны как на основе литературных данных, так и собственных наблюдений автора. При описании использована информация по биологии и экологии изучаемых видов, содержащаяся в публикациях В.П. Белькова (1956; 1957), И.С. Мелехова с соавторами (1965), М.Л. Раменской и В.Н. Андреевой (1982), Л.П. Рысина и Г.П. Рысиной (1987).

Вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*) в подзоне средней тайги обычен и обилен. Это многолетнее растение с широкими экологической и фитоценотической амплитудами, произрастает как на открытых участках, так и под пологом леса. Под пологом леса, как правило, находится в угнетенном состоянии, а размножается семенами только в окнах, после рубки начинает интенсивно куститься, массово цветет и плодоносит. В одной метелке вейника лесного содержится до 450 семян. Распространяется на вырубке, в основном, за счет семенного размножения (Патранин, 1959), хотя семена не отличаются летучестью. Для повышения всхожести семена должны пройти период зимнего покоя. В дальнейшем, разрастаясь, отдельные дернины смыкаются. *Calamagrostis arundinacea* – рыхлокустовой злак, с возрастом куст становится все более рыхлым. Достигает высоты 180 и более см. Основная масса корней располагается в верхних 6–7 см (Воронова, 1964б) почвы. С возрастом возрастает корневая масса вейника на вырубке не только за счет образования новых корней, но и из-за медленного их разложения (Корконосова, Мочалова, 1967). Вейник лесной вызывает уплотнение и иссушение верхних слоев почвы (Набатов, 1964).

На опытных участках *Calamagrostis arundinacea* со второго года имел обилие 5 баллов (вид встречен практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало

30%) на протяжении всех лет обследования. Kruskal-Wallis метод показал отсутствие различий в проективном покрытии вейника в различные годы, хотя необходимо отметить, что пик приходится на второй год зарастания вырубки. Результаты факторного анализа (подробно в разделе 5.4.1) показали снижение роли вейника с возрастом вырубки, что противоречит результатам дисперсионного анализа. На самом деле, на фоне стабильно высокого обилия вейника наблюдалось повышение обилия *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa*, что, по-видимому, и отразилось на результатах факторного анализа. Максимальное обилие на двухлетних рубках возможно связано с тем, что всходам и молодым растениям вейника для нормального развития необходимо свободное пространство (Уланова, 1995).

Обсуждая ценотипы растений, Л.Г. Раменский (1971) подчеркивал необходимость долгосрочных наблюдений за поведением вида в сообществе на разных стадиях сукцессии. Наши исследования показали, что *Calamagrostis arundinacea* может быть представлен как эксплерент (см. также Ulanova, 2000), если рассматривать сразу весь временной отрезок от рубки до восстановления спелого ельника черничного (быстро разрастается, используя семенное размножение в первые 1–2 года после рубки, а затем постепенно освобождает пространство под натиском древесных пород). Его же можно представить виолентом, если иметь в виду только период собственно вырубки – до смыкания крон древесных пород. В то же время *Calamagrostis arundinacea* – это типичнейший пациент лесных сообществ, он существует в виде слабо-развитых кустов под пологом леса, ожидая своего часа. *Calamagrostis arundinacea* может быть представлен как яркий пример любой из жизненных стратегий, но в таком случае необходимо поставить вопрос так: может ли у вида быть несколько стратегий или может ли вид менять стратегии в процессе развития сообщества? Для ответа на эти вопросы будут также привлечены сведения и по другим доминантам вейниковых рубок.

Анализ взаимоотношений *Calamagrostis arundinacea* с другими доминантами растительного покрова (табл. 30) показал независимое варьирование его обилия и обилий *Agrostis tenuis* и *Avenella flexuosa*. В то же время можно говорить о тенденции вытеснения вейника лесного иван-чаем и древесными породами, что согласуется с данными факторного анализа, но не подтверждается дисперсионным анализом (критерии Фишера и Kruskal-Wallis), за исключением вырубки I, где влияние древесных подтверждено критерием Фишера ($P = 0,04$). Обилие *Calamagrostis arundinacea* снижалось на всех площадках, где наблюдалось увеличение покрытия древесных пород.

Таблица 30

Сопряженное изменение проективных покрытий
Calamagrostis arundinacea, других доминантов
растительного покрова и групп видов

Вид	↑↓	↑↑	↓↓	↓	↓↑	УЗ
Вырубка I						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	6	1	51	11	0,9
<i>Avenella flexuosa</i>	5	2	9	46	7	0,25
Другие виды*	0	9	4	64	10	0,1
Древесные	2	5	0	54	8	0,03
Вырубка VI						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	1	0	7	18	..
<i>Agrostis tenuis</i>	0	0	1	21	4	0,9
Другие виды	0	0	3	51	8	0,9
Вырубка IV						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	3	4	70	34	0,03
<i>Agrostis tenuis</i>	4	3	15	81	8	0,9
<i>Avenella flexuosa</i>	3	0	6	100	2	0,5
Другие виды	6	6	18	56	25	0,9
Древесные	0	2	1	92	16	0,9
Условные обозначения: ↑↓ – веиник увеличивает покрытие – другой вид снижает; ↑↑ – оба вида увеличивают покрытие; ↓↓ – оба вида снижают; ↓ – один из видов, или оба вида не изменили покрытие или один из видов отсутствовал; ↓↑ – веиник снизил покрытие, другой вид увеличил; УЗ – уровень значимости χ^2. Примечания * – в группу “древесные” объединены все деревья и кустарники; в группу “другие виды” объединены все травянистые растения за исключением веиника лесного, полевицы тонкой, иван-чая, луговика извилистого ** – отсутствие случаев снижения обилия иван-чая (нулевые значения в полях таблицы) не позволили рассчитать χ^2.						

Полевица тонкая (*Agrostis tenuis*) в Карелии обычна и обильна. Многолетнее растение, заселяющее незаболоченные луга, кустарники, травянистые леса, в основном по опушкам, на вырубках обильно плодоносит (в одной метелке созревает до 400 семян), но семена не отличаются хорошей всхожестью. Для повышения всхожести семена должны пройти период зимнего покоя. Рыхлокустовой злак образует небольшие дернины, продолжительность жизни которых достигает 15–17 лет. Достигает высоты 80 и более см. Глубина залегания корневой системы зависит от конкретных условий, в частности от влажности почвы.

Agrostis tenuis доминировала на нескольких ППП, расположенных на вырубке IV. Быстрое заселение этих вырубков полевицей произошло благодаря ее наличию в непосредственной близости к опытным участкам. Она произрастала по опушке леса. Kruskal-Wallis-тест не показал достоверных отличий средних значений проективного покрытия *Agrostis tenuis* по годам ни в случае учета всех описаний, ни в случае использования для анализа описаний с ненулевыми значениями проективного покрытия полевицы. В то же время факторный анализ продемонстрировал наибольшую активность *Agrostis tenuis* к пятому году, что соответствует естественному ходу зарастания вырубки. К пятому году, несмотря на все еще высокое проективное покрытие, уже заметно снизилась генеративная продуктивность полевицы. Если говорить о жизненной стратегии полевицы тонкой, то, как и у вейника лесного, она зависит от конкретных условий. В то же время в изучаемых условиях *Agrostis tenuis* не может существовать под пологом древесных пород, зато доминирует на прилежащих к исследуемым рубкам лугах, опушках, обочинах дорог.

Agrostis tenuis полностью отсутствовала на вырубке I и была слабо представлена на вырубке VI. В отличие от *Calamagrostis arundinacea* и *Avenella flexuosa*, которые произрастали в лесных сообществах до рубки, *Agrostis tenuis* тяготеет к рудеральным сообществам и опушкам. Доминирование ее на одной из исследованных вырубок скорее исключение, т.е. ее правильное было бы отнести к “другим” видам, на что указывают результаты анализа взаимоотношений (табл. 31). Высокое значение χ^2 для пары *Agrostis tenuis* – *Avenella flexuosa* объясняется большим количеством вариантов независимого изменения покрытия двух видов. Связано это, по-видимому, с их экологическими свойствами. Оба они обладают широкими экологическими амплитудами, но луговик более приспособлен к произрастанию в условиях бедных почв, поэтому на исследуемой вырубке он успешно занимает участки с нарушенным верхним слоем почвы, где полевица не произрастала, т.е. при высокой встречаемости обоих видов на вырубке число их встреч на одной площадке невелико.

Луговик извилистый (*Avenella flexuosa*). Многолетнее растение. Лугово-лесной плотнoderновинный злак. В Карелии произрастает повсеместно по незаболоченным лугам и лесам, пустошам, гарям и рубкам. Под пологом леса находится, как правило, в стерильном состоянии в виде пучков укороченных листьев, связанных между собой корневищами, достигающими 25 см (Корконосова, 1959). После рубки идет интенсивное разрастание *Avenella flexuosa*, в основном, за счет вегетативного размножения. Интенсивное плодоношение луговика наблюдается позже – к

Таблица 31

Сопряженное изменение проективных покрытий *Agrostis tenuis*,
других доминантов растительного покрова и групп видов

Вид	↑↓	↑↑	↓↓	↕	↓↑	уз
Вырубка IV						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	8	1	83	19	0,9
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	8	3	15	81	4	0,9
<i>Avenella flexuosa</i>	4	0	1	104	2	0,05
Другие виды	2	11	22	70	6	0,00
Древесные	0	6	1	98	6	0,9
Условные обозначения и примечания те же, что и в табл. 30.						

3–4-му году после рубки, по данным Л.Е. Астрологовой (1974) в это время он достигает высоты более 1 м и имеет высокую генеративную продуктивность, на отдельных участках его биомасса составляет более 80% от общей биомассы напочвенного покрова. По данным И.С. Мелехова и П.В. Голдобинной (1954) динамика обилия *Avenella flexuosa* определяется также количеством оставленных на вырубке деревьев и удаленностью от кромки леса. Глубина залегания корней зависит от условия произрастания и может достигать 65 см, но большая их часть сосредоточена в верхнем почвенном горизонте (Воронова, 1964б). В результате жизнедеятельности *Avenella flexuosa* происходит уплотнение почвы и некоторое снижение ее кислотности (Орфанитский и др., 1959). И.С. Мелехов и П.В. Голдобина (1954) определили пять стадий развития *Avenella flexuosa* на луговиковых вырубках.

Avenella flexuosa, так же как и *Agrostis tenuis*, доминировал на нескольких ППП, присутствуя на большинстве вырубках. Сравнение средних значений проективного покрытия луговика в разные годы показало, что не имеется достоверного отличия на 95%-ом уровне значимости в любой из пар значений. В то же время, факторный анализ продемонстрировал усиление роли луговика к девятому году наблюдений.

На исследованных вырубках *Avenella flexuosa*, в отличие от *Agrostis tenuis*, был наиболее обилен в местах с нарушенным почвенным покровом и на вырубке I, отличавшейся наименьшим почвенным плодородием. На этих участках он был обилен с первых лет и проективное покрытие его не менялось, что и привело к абсолютному преобладанию случаев независимого варьирования обилий луговика и других исследованных видов и групп видов (табл. 32). В то же время можно говорить об ослаблении лугови-

Таблица 32

Сопряженное изменение проективных покрытий *Avenella flexuosa*, других доминантов растительного покрова и групп видов

Вид	↑↓	↑↑	↓↓	↕	↓↑	УЗ
Вырубка I						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	2	8	1	48	10	0,9
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	7	2	9	46	5	0,25
Другие виды	2	7	0	48	12	0,03
Древесные	0	13	1	43	12	0,9
Вырубка IV						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0	2	1	106	2	0,1
<i>Agrostis tenuis</i>	2	0	1	104	4	0,05
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2	0	6	100	3	0,5
Другие виды	0	0	4	99	8	0,05
Условные обозначения и примечания те же, что и в габл. 30.						

ка древесными видами, которое влечет за собой увеличение обилия лесных трав.

Avenella flexuosa, так же как и другие злаки (*Calamagrostis arundinacea* и *Agrostis tenuis*), демонстрирует различные стратегии. В лесу это типичный пациент, переживающий неблагоприятную фитоценотическую обстановку в виде вегетативных побегов, на вырубках определенного почвенного состава подавляет другие виды в течение многих лет, препятствуя даже возобновлению древесных пород. Если характеристики биотопа способствуют развитию других видов, луговик может как эксплерент (но за счет вегетативной подвижности) быстро распространиться на свободное пространство, завершить жизненный цикл и уступить место более сильному конкуренту.

Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*). Многолетнее корнеотпрысковое растение. В Карелии встречается повсеместно по вырубкам, гарям, залежам, вдоль дорог. В то же время доминирует и на вырубках в зоне широколиственных лесов (Ермолаева, Харитонов, 1974), в Сибири, Северной Америке, что говорит о широте его экологической и географической амплитуд. В лесах произрастает в угнетенном состоянии. На вырубки распространяется в основном за счет семенного размножения. Одно растение *Chamaenerion angustifolium* может дать до 20 тыс. летучих семян, не требовательных к температурному режиму. Семена хорошо прорастают особенно в обогащенных зольным питанием местах, что объясняет преобладание его на гарях. Помимо высокой се-

менной продуктивности *Chamaenerion angustifolium* обладает великолепными способностями к вегетативному размножению. Его многоярусная корневая система с многочисленными почками способствуют быстрому заселению вырубок (Ulanova, 2000). *Chamaenerion angustifolium* светолюбив, неприхотлив к почвенным условиям. В отличие от злаков, улучшает структуру почвы, поддерживая ее в рыхлом состоянии (Набатов, 1964). Верхние почвенные горизонты на кипрейных вырубках отличаются высокой микробиологической активностью (Творогова, 1959). *Chamaenerion angustifolium* смягчает крайние низкие и высокие температуры, способствуя сохранению саженцев во время летних заморозков (Корелина, 1959; Нилов, 1967а).

Chamaenerion angustifolium в первый год имел обилие 3 балла, во второй 4, а к 8-му году обилие его увеличилось до 5 баллов. Дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis тест) показал наличие достоверной зависимости проективного покрытия от возраста вырубки на 5%-ом уровне значимости. *Chamaenerion angustifolium* очень ярко демонстрирует два типа жизненной стратегии: эксплерентность и виолентность. И даже существуя под пологом древесных пород, он как эксплерент “кочует” с одного участка с нарушенным почвенным покровом к другому, а вот “выдержки” ему явно не хватает.

Полученные данные (табл. 33) о том, что *Chamaenerion angustifolium* обладает более высокой конкурентоспособностью, чем доминирующие злаки, которые по своим биологическим свойствам подходят под определение “идеального” конкурента (Prach, Rysek, 1999), противоречит некоторым литературным данным (Перевозникова, 1998). На самом деле, *Chamaenerion angustifolium* заносится из-за пределов вырубки и, несмотря на быстрое распространение, ценопопуляция его отстает в развитии от мощных злаков, произрастающих на вырубленном участке лесного сообщества и потому имевших стартовые преимущества. В смешанных вторичных лесах (в отличие от коренных ельников) обилие злаков достаточно высокое, поэтому они быстро разрастаются и занимают большую часть свободного пространства. Внедрившись в сообщество, *Chamaenerion angustifolium* постепенно наращивает обилие, параллельно в ценопопуляциях злаков происходит возрастная дифференциация и на отдельных участках может наблюдаться снижение проективного покрытия. Подтверждается это и ежегодными описаниями ППП. На одной из них (№ 8), заложенной на месте сжигания порубочных остатков, *Chamaenerion angustifolium* имел большое проективное покрытие уже с первого года после рубки (50%), которое возрастало в течение 3-х лет и достигло 70%, далее наблюдался спад —

Таблица 33

Сопряженное изменение проективных покрытий *Chamaenerion angustifolium*, других доминантов растительного покрова и групп видов

Вид	↑↓	↑↑	↓↓	↕	↓↑	УЗ
Вырубка I						
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	11	6	1	51	0	0,9
<i>Avenella flexuosa</i>	10	8	1	48	2	0,9
Другие виды	3	15	1	48	2	0,3
Древесные	1	10	0	55	3	0,5
Вырубка VI						
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	18	1	0	7	0	–
<i>Agrostis tenuis</i>	2	4	0	20	0	–
Другие виды	3	9	0	14	0	–
Вырубка IV						
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	34	3	4	70	0	0,03
<i>Agrostis tenuis</i>	19	8	1	83	0	0,9
<i>Avenella flexuosa</i>	2	2	1	106	0	0,1
Другие виды	25	17	1	64	4	0,1
Древесные	2	12	0	49	3	0,5
Условные обозначения и примечания те же, что и в табл. 30.						

Chamaenerion angustifolium частично замещался вейником лесным, полевицей тонкой, разнотравьем и древесными породами. Принимая более высокую конкурентоспособность иван-чая по сравнению с изученными злаками, мы не сможем объяснить эту ситуацию, тем более что на соседней ППП (№ 9) она была обратной: разросшиеся с первых лет злаки “вытеснялись” иван-чаем. S.M. Landhausser и V.J. Lieffers (1994) экспериментально показали зависимость исхода конкурентной борьбы *Chamaenerion angustifolium* с *Calamagrostis canadensis* (Michx.) Beauv. от конкретных условий среды (богатство и температура почвы), что согласуется с нашими результатами.

Анализируя результаты исследований по всем четырем доминирующим видам, можно также отметить, что древесные растения уже на 3–5-й год оказывают определенное влияние на структуру растительного сообщества, снижая обилие злаков и способствуя сохранению разнообразия сообщества – создавая видам разнотравья “укрытия” от злаков. В целом “идеальные конкуренты” – злаки не продемонстрировали ожидаемой высокой конкурентоспособности. Наиболее выраженные взаимодействия изученных

видов и групп видов получены на вырубке IV, отличавшейся разнообразием условий, что явилось причиной присутствия всех 4 видов в достаточном количестве и косвенно указывает на ведущее значение факторов среды в изменении обилия доминантов растительного покрова.

Данные по жизненным стратегиям (ценотипам по Л.Г. Раменскому) каждого изученного вида в результате указывают на то, что четких стратегий нет. Как только мы раздвигаем временные рамки, рассматривая несколько стадий сукцессии, пространственно выходим за пределы фитоценоза, принимаем покоящиеся семена за способ переживания неблагоприятной, в том числе фитоценотической, обстановки, практически у каждого вида обнаруживаются все три стратегии (см. также для других доминантов вырубок – Минаева, Уланова, 1991; Демидова, 2004). Как оценить виолентность? Три года удержания территории или триста лет – это принципиально? А один сезон? Если рассматривать сукцессию от момента рубки древостоя до восстановления коренного сообщества, можно описать несколько стадий продолжительностью от 1–2 до нескольких сотен лет (продолжительность стадии сукцессии соразмерна продолжительности жизни эдификатора). Собственно стратегия у всех растений одна – захватить пригодное для его существования пространство и удерживать как можно дольше, а вот способов реализации этой стратегии множество даже у одного вида. Таким образом, получается парадоксальная ситуация: фитоценотипы Раменского–Грайма не могут служить общей характеристикой вида, а указывают на его поведение в конкретном фитоценозе в конкретный период времени, но могут быть определены только в динамике (Раменский, 1971). Развитие теории фитоценотипов (Работнов, 1975; Ценопопуляции..., 1988; Миркин и др., 1999; Куркин, 2002) не смогло разорвать “замкнутый круг”, и вслед за В.И. Василевичем (1996) хочется поставить вопрос о целесообразности деления видов на виолентов, патиентов, эксплерентов или C, S и R стратегов, потому как присвоение виду определенных свойств (определенной жизненной стратегии) бывает не совсем корректным даже в пределах одного растительного сообщества.

Таким образом, примененный метод изучения взаимоотношения растений по сопряженному изменению обилия видов во времени может применяться к видам, имеющим в фитоценозе высокое обилие. Результаты исследований демонстрируют отсутствие постоянного характера взаимоотношений между растениями, что подтверждается также исследованиями в сообществах лесных питомников (Крышень, 1995) и исследованиями других авторов (Любарский, Полуянова, 1986; Landhausser, Lieffers, 1994; Hooper,

1998; и др.). Взаимодействие двух растений (или популяций) – это всего лишь эпизод или звено в цепи множества событий, в той или иной степени определяющих их состояние, и какие формы принимают взаимодействия ценоэлементов, зависит от всего комплекса факторов. В то же время определенно можно сказать, что влияние доминантов растительного покрова в т.ч. и возобновления древесных пород на состав и обилие видов разнотравья весьма значительно и часто положительно. Так, *Chamaenerion angustifolium* и возобновление древесных пород создают условия (своеобразные укрытия) для существования таежных видов и видов разнотравья, сохраняя таким образом разнообразие сообщества.

5.3.2. Влияние доминантов растительных сообществ вейниковых вырубок на рост саженцев ели

Результаты исследований зависимости роста возобновления древесных пород от типа вырубки публикуются достаточно часто (Нилов, 1967б; Пигарев и др., 1967; Скляр и др., 1967; Набатов, 1972; Обыденников, 1972; Казимиров, Цветков, 1975; Чертовской, Аникеева, 1976; Мерзленко, Бабиц, 2002; и др.). Известно, что травянистые растения являются конкурентами хвойных пород и в значительной степени определяют их рост и состояние в первые годы после посева или посадки (Декатов, 1961; Миронов, 1977; Prescott et al., 1996; Johnson et al., 1998; и др.). Но, с другой стороны, травянистая растительность может играть и положительную роль. Интенсивное развитие трав на вырубках является следствием снятия конкуренции со стороны древесных пород и обогащения почвы продуктами разложения древесных отходов. Такая реакция экосистемы на рубку древостоя приводит к снижению потери органического вещества и гумуса, накоплению и закреплению элементов питания в верхних горизонтах почвы (Паршевников, 1959; Морозова, 1964; Куусела, 1991), травянистая растительность активизирует деятельность микроорганизмов (Шубин, Данилевич, 1965). По данным Л.Е. Астрологовой (1989), на трехлетней луговиковой вырубке прирост биомассы составляет 1 т/га, главным образом за счет травянистой растительности. Кроме этого, травянистая растительность предохраняет ель от побивания заморозками и от выжимания корневых систем из почвы (Декатов, 1961; Ларин, 1980; и др.). Имеются также сведения о положительном влиянии различных видов трав и кустарников на сохранность и рост древесных пород. Так, не густые заросли малины (Звонкова, 1976) и иван-чая (Мелехов, Корелина, 1954) способствуют сохранению всходов ели. О возможно положительной роли луговика извилистого в первые 1–2 года после рубки древо-

стоя пишут И.С. Мелехов и П.В. Голдобина (1954), о положительной роли крупнотравья упоминают М.Д. Мерзленко и Н.А. Бабич (2002), вереска – Г.А. Скларов с коллегами (1967) и даже вейник лесной при небольшом покрытии может оказывать положительное влияние на возобновление леса (Мелехов, 1975). Поэтому сплошное уничтожение травянистой растительности гербицидами, которое считается наиболее эффективным способом ухода за культурами ели (Шутов, 1986), целесообразно лишь в отдельных случаях (см. также Cain, 1997). Альтернативой сплошному применению гербицидов может быть выборочное и целенаправленное применение гербицидов с помощью лубрикаторов (Соколов, Крышень, 1997) и применение крупномерного посадочного материала. Последний вариант принципиально отличается от всех остальных тем, что все подготовительные работы, направленные на повышение устойчивости саженцев, проводятся на питомниках. Здесь в условиях ограниченной площади можно эффективно и относительно безопасно для окружающей среды применять гербициды, минеральные удобрения и использовать современные технологии (Новая ..., 1995) для выращивания посадочного материала с заданными свойствами.

В литературе имеются сведения о высокой устойчивости крупномерного посадочного материала к отрицательному влиянию травянистой растительности (Миронов, 1977; Родин, 1977; и др.). Технически посадка крупномера на нераскорчеванных вырубках и выборочное подавление нежелательной растительности осуществимы (Соколов, 1990; Соколов, Крышень, 1997). Далее приводятся сведения о влиянии доминантов растительного покрова вырубок на крупномерный посадочный материал, полученные на 220 постоянных площадках за 5 лет ежегодных наблюдений.

Расчет с помощью однофакторного дисперсионного анализа квадратов корреляционного отношения показал отсутствие сильной зависимости прироста саженцев ели в высоту от проективного покрытия основных компонентов растительного покрова (табл. 34). На вырубке IV отрицательное влияние на прирост саженцев ели обнаружено только у *Agrostis tenuis* при проективном покрытии ее более 75% (см. рис. 15). Снижение прироста ели с увеличением обилия *Avenella flexuosa* можно объяснить вытеснением последнего другими злаками на менее плодородные участки вырубки, где для саженцев условия роста хуже. Остальные виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, а также другие виды и древесные породы в первые пять лет или не влияли на прирост ели, или влияли положительно.

На вырубке I не наблюдалось зависимости прироста ели от проективного покрытия *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundi-*

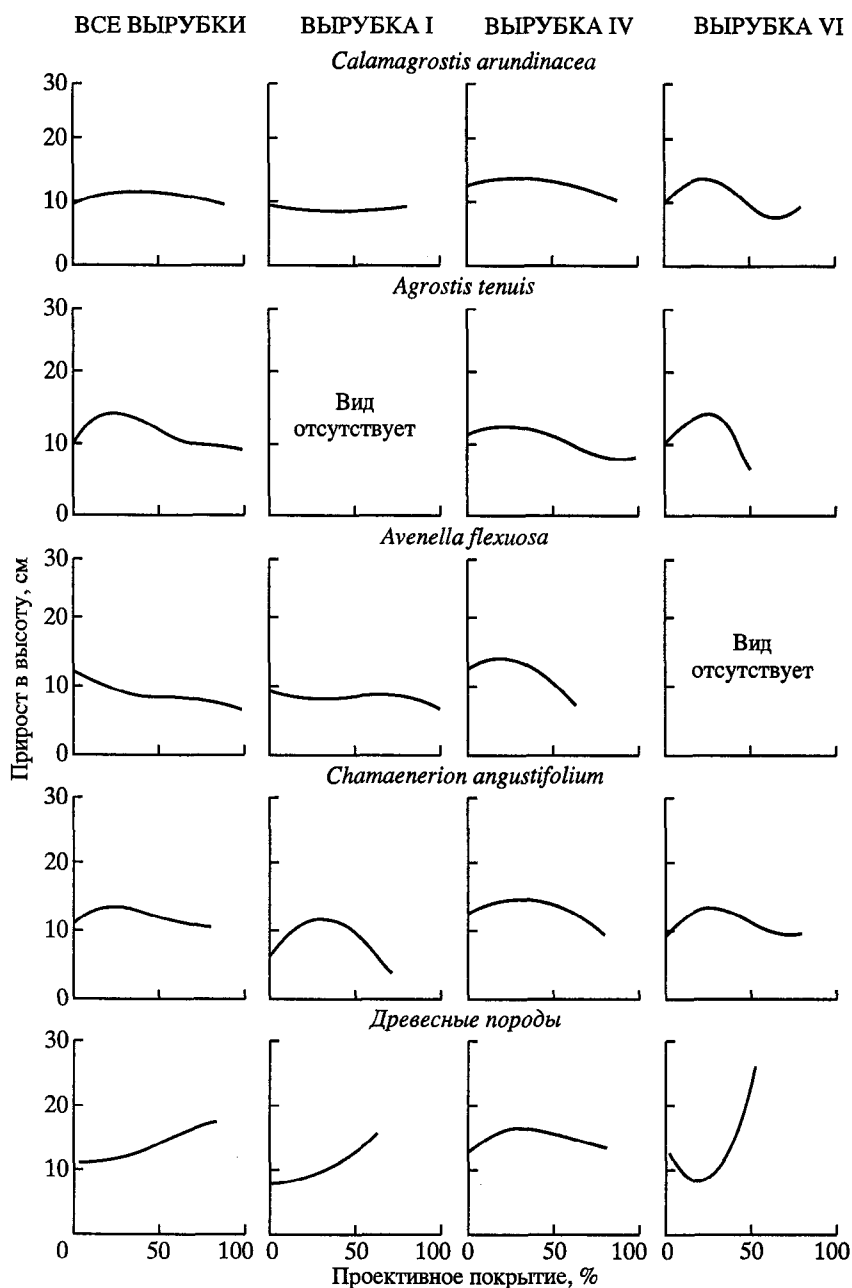


Рис. 15. Зависимость прироста в высоту саженцев ели от проективного покрытия *Calamagrostis arundinacea*, *Agrostis tenuis*, *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium* и древесных пород на различных вырубках

nasea, в то же время древесные породы положительно влияли на прирост ели. Отрицательное действие *Chamaenerion angustifolium* проявлялось при проективном покрытии, превышающем 50%, в то же время можно говорить о некотором его положительном влиянии при небольшом обилии, на что указывали также М.Е. Ткаченко (1931), Ф.Б. Орлов (1949) и др.

Более плодородные почвы на вырубке VI обусловили интенсивное развитие травянистой и древесной растительности с первого года после рубки. Здесь высота *Chamaenerion angustifolium* и *Calamagrostis arundinacea* достигала 2 метров. Наиболее благоприятные условия для роста ели на этой вырубке были в местах, где проективное покрытие злаков не превышало 25%, и вблизи возобновления лиственных пород (см. рис. 15). Лиственные породы на данном этапе еще не создавали сильного затенения, поэтому влияние их на саженцы ели было несущественным, а на богатых вырубках конкуренция за питательные вещества не столь ярко выражена. В то же время они образуют подобие жесткого каркаса, предотвращающего навал травы на саженцы.

Влияние общего проективного покрытия на прирост ели достоверно только на вырубке IV (табл. 34). Незначительное (на 2–3 см) снижение среднего прироста в высоту наблюдалось при проективном покрытии трав не более 50–70%. Это объясняется тем, что относительно низкое общее проективное покрытие приурочено к местам, где нарушен или отсутствует плодородный верхний слой почвы, что и вызвало снижение прироста ели (см. также Миронов, 1977). В то же время при очень высоком покрытии травянистой растительности (свыше 80%) снижение прироста ели обусловлено уже, по-видимому, ее влиянием.

Больше всего поврежденных и погибших от навала травы саженцев было на вырубке VI. Здесь высота вейника достигала 2 м, что значительно увеличивало вероятность того, что высохший стебель упадет на саженец, который затем будет прижат к земле вместе с выпавшим снегом. Такой саженец резко снижает прирост и в большинстве случаев обречен на гибель при высоком обилии травянистых растений. Результаты исследований показали, что наиболее сильно прирост ели зависит от обилия *Chamaenerion angustifolium* и лиственных пород. Древесные растения оказывают однозначно положительное влияние, как и иван-чай при покрытии менее 50% (табл. 34, см. рис. 15). Этот факт можно объяснить тем, что жесткие стебли этих видов гредохраняют саженцы от навала. Такая зависимость наблюдается при проективном покрытии древесных растений и *Chamaenerion angustifolium* до 50%. При более высоком обилии они отрицательно действуют на прирост ели, конкурируя с ней за свет, питание и воду.

Таблица 34

Влияние доминантов напочвенного покрова и групп видов
на прирост саженцев ели в высоту
(по величине квадрата корреляционного отношения)

Фактор	Вырубка I	Вырубка IV	Вырубка VI
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,01 (0,57)*	0,02 (0,04)	0,14 (0,01)
<i>Agrostis tenuis</i>	-	0,04 (0,01)	0,07 (0,19)
<i>Avenella flexuosa</i>	0,03 (0,08)	0,01 (0,28)	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0,09 (0,01)	0,04 (0,01)	0,03 (0,70)
Другие травы	0,02 (0,17)	0,02 (0,17)	0,06 (0,26)
Возобновление лиственных пород	0,09 (0,01)	0,04 (0,01)	0,13 (0,02)
Общее проективное покрытие	0,01 (0,36)	0,02 (0,04)	0,01 (0,66)

* – уровень значимости квадрата корреляционного отношения.

Оценивая влияние сорной растительности на прирост, мы получили результаты, указывающие на то, что она не является лимитирующим фактором. Степень ее воздействия может составлять от 3 до 10% в сумме всех факторов, влияющих на прирост крупномерных саженцев ели. В связи с этим представляет интерес зависимость прироста саженцев ели от свойств самого растения. Для этого мы применили регрессионный анализ зависимости прироста от начальной высоты саженца.

Полученные результаты (табл. 35) показывают, что можно с большой вероятностью описать зависимость прироста в высоту от начальной высоты уравнением $Y = a + 0,2X$, где Y – ежегодный прирост саженцев ели в высоту, X – высота саженца, a – свободный член уравнения. Высокий коэффициент детерминации указывает на то, что для крупномерных саженцев внешние факторы составляют менее 50% в сумме всех факторов, влияющих на рост. Как показали наблюдения, одним из внешних факторов, сильно влияющих на сохранность и рост культур, являются насекомые: большой сосновый долгоносик и короед корнежил. Повреждаемость ими саженцев на вырубке I составила 56%, на вырубке VI – 16%, вырубке IV – всего 4%. Кроме насекомых-вредителей можно указать плодородие почв, заморозки, грибные болезни. Все эти факторы напрямую или опосредованно связаны между собой и с растительностью. Поэтому вывод о том, что прирост в высоту крупномерных саженцев ели определяется, в первую очередь, видовым составом растительного сообщества (типом вырубки), подразумевает участие множества взаимосвязанных факторов.

Таблица 35

Зависимость прироста в высоту от начальной высоты саженца ели ($Y = a + bx$)

	Вырубка I	Вырубка IV	Вырубка VI	Все вырубки
a	-0,2 (0,79)	4,0 (0,001)	-0,6 (0,67)	1,6 (0,01)
b	0,2 (0,01)	0,2 (0,01)	0,2 (0,01)	0,2 (0,01)
Достоверность модели (F Фишера)	165,2 (0,01)	254,4 (0,01)	59,7 (0,01)	469,4 (0,01)
Коэффициент детерминации параметра Y, %	50,3	52,6	72,2	52,6
Средний прирост в высоту	8,3±0,30	13,0±0,26	11,7±0,88	11,1±0,21

Таким образом, в условиях Карелии в первые 5 лет после рубки древостоя влияние как основных видов напочвенного покрова, так и их совокупности на прирост крупномерных саженцев ели незначительно. Это объясняется высокой устойчивостью их к воздействию внешних факторов. Выявлено, что более чем на 50% прирост в высоту крупномерных саженцев ели зависит от их начальной (на момент посадки) высоты, т.е. обусловлен внутренними свойствами объекта. Сохранность культур ели в большей степени зависит от состава доминантов растительности вырубок (от типа вырубки), а не от их проективного покрытия. Наиболее опасны злаки. *Chamaenerion angustifolium* и древесные породы на данном этапе (в первые 5 лет после рубки) могут оказывать даже положительное влияние, являясь конкурентами злаков и сдерживая навал травы на саженцы.

Если рассматривать саженцы ели в качестве фитомеров, то полученные результаты подтверждают заключение предыдущего раздела о том, что взаимоотношения видов в сообществе имеют сложный (непостоянный) характер, зависят от множества факторов и не могут рассматриваться в отрыве от характеристик самого сообщества.

5.4. ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЕЙНИКОВЫХ ВЫРУБОК

Восстановление лесной растительности на вырубках часто приводят как пример того или иного типа сукцессии. Так А.П. Шенников (1964) относит его к эндоэкогенетическим сменам, т.е. изменения структуры сообщества обусловлены изменениями местообитания, которые в свою очередь вызваны жиз-

недеятельностью сообщества. Как возможная указывается причина смены одного фитоценоза другим из-за изменения среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Для сообществ вейниковых вырубок, как и вообще для большинства сообществ, данный тезис является сомнительным (Василевич, 1983б; Ипатов, Кирикова, 1989). Другим механизмом, возможно обеспечивающим смену доминантов на вырубке, является изменение среды предыдущими видами таким образом, что она становится благоприятной или, по крайней мере, доступной для видов последующих стадий (модель способствования по J. Connell и R. Slatyer, 1977), которые являются, в свою очередь, более сильными конкурентами (Василевич, 1993; Ипатов, Кирикова, 1997; 2000). Подобный механизм кажется логичным при объяснении восстановления леса на вырубках, особенно смены лиственных древесных пород хвойными. Однако на этапе до формирования сомкнутых молодняков все виды, участвующие в формировании сообщества вейниковой вырубки, произрастают на ней или в непосредственной к ней близости в сходных условиях экотопа. Кроме того, доминанты, определяющие изменения структуры изучаемых сообществ, обладают широкой экологической амплитудой, и изменения условий произрастания, произведенные одним из видов, не могут быть решающими для внедрения в сообщество другого.

Предложенный механизм изменения структуры сообщества не объясняет, как соседствующие виды с широкой, в значительной степени перекрывающейся экологической амплитудой сменяют друг друга в процессе развития сообщества на вырубке, тем более, что происходит не вытеснение, а скорее взаимное дополнение видов. Б.М. Миркин, Г.Г. Наумова и А.И. Соломеш (2000) рассматривают сукцессию на вырубке как пример простой автогенной, развивающейся по модели толерантности (все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но остаются и постепенно занимают ведущее положение те, которые наиболее устойчивы к изменениям среды). Но и модель торможения (виды тормозят развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут), на первый взгляд, ничуть не худшим образом описывает изменения, происходящие на вейниковой вырубке. То, что все модели сукцессии, предложенные J. Connell и R. Slatyer (1977), могут быть применены при описании процессов, происходящих на вейниковой вырубке, не удивительно – они являются хорошей иллюстрацией попыток переноса закономерностей взаимодействия отдельных видов на все сообщество.

Т.А. Работнов (1983), в отличие от А.П. Шенникова, сукцессию на вырубке приводит в качестве примера экзогенной сукцессии. В.И. Василевич (1983б) уточняет – экзогенной постдизруптивной (посткатастрофической). В.Н. Сукачев (1972), также рассматривая вырубку в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечает, что здесь присутствует и сингенез, и эндогенез, и заключает, что все три процесса, “действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессии биогеоценозов” (стр. 374). Рассуждая о механизмах устойчивости или динамики сообществ, не следует сводить все к влиянию тех или иных факторов на отдельные виды или группы видов. Можно сказать, что В.Н. Сукачев фактически наделяет растительное сообщество целью: “Сообщество есть организация растений, имеющая своей функцией более полное, чем отдельным растением, использование производительных сил местообитания” (1972, с. 21). Т.е. растительное сообщество есть объединение растений с целью более продуктивного использования ресурсов среды и достижения максимально продуктивного в конкретных условиях состояния. Таким образом, изменение сообщества во времени есть постепенное продвижение его к максимально продуктивному состоянию (климаксу), и рассматривать стадии вырубки необходимо без отрыва от всего временного ряда сообществ. На основании вышеизложенного (учитывая разброс мнений), а также материалов разделов 5.2 и 5.3, описывающих динамику видового состава и характер взаимоотношений растений, в качестве основной будем рассматривать гипотезу наличия внутренних регуляторных механизмов формирования структуры растительного сообщества вейниковой вырубки, организующих его как целое в пространстве и во времени.

Факторы, определяющие резкие изменения структуры почвенного покрова при рубке леса, очевидны и достаточно полно описаны в литературе, но авторы расходятся в определении роли этих факторов. Многие исследователи считают изменение освещенности и почвенных характеристик основными факторами (Чертовской, 1963; Морозова, 1964; Каразия, 1989; и др.). Микроклимат вырубок существенно отличается от такового в лесу, но, главным образом, более резкими колебаниями всех параметров (температурного режима, влажности, освещенности) и сильно варьирует в пределах вырубки в зависимости от рельефа, механического состава почв и др. факторов (Смолоногов, 1960).

Для определения роли факторов и выработки гипотез были применены традиционно используемые для этой цели математические методы.

5.4.1. Результаты математического анализа описаний (выработка рабочих гипотез)

В процессе выполнения факторного анализа было извлечено 7 факторов, достоверно влияющих на состав и обилие видов растительных сообществ изученных вырубок. Суммарный вклад семи факторов в полную дисперсию равняется 90,7%.

1-й фактор описывает 39,3% полной дисперсии и имеет значительные положительные оценки нагрузок (более 0,5) на переменные, отличающиеся высоким покрытием *Calamagrostis arundinacea*. Можно также заметить, что максимальные нагрузки фактора связаны, в основном, с ППП 1-го года (50%). Исследования проводились в условиях вейниковых вырубок на небольшой территории с относительно выровненным экотопом, поэтому обилие вейника отражает комплекс пространственных факторов и степень антропогенной нарушенности. Результаты также свидетельствуют о том, что роль *Calamagrostis arundinacea* с годами снижается. Это отражается не только в количестве переменных со значительной нагрузкой, но и значениями факторных нагрузок.

2-й фактор описывает 16,4% полной дисперсии и имеет значительные положительные нагрузки на 17 переменных, которые являются описаниями растительности ППП на вырубках, в большинстве 9-летнего возраста (71%). На рисунке 16, А хорошо заметно расхождение ППП в вертикальной проекции именно по признаку возраста. Отдельные ППП с 9-летних вырубок, соседствующие с ППП однолетних вырубок, отличаются нарушенным почвенным покровом, что вызвало значительное замедление развития растительности.

Вместе 1-й и 2-й факторы (см. рис. 16, А) описывают 55,7% полной дисперсии и, безусловно, являются ведущими в формировании структуры растительного сообщества на вейниковых вырубках в условиях ельников черничных.

Анализ всех 7 выделенных факторов и их корреляций позволил сформулировать следующие основные гипотезы.

1. На участках вейниковых вырубок ельников черничных формирование растительного сообщества идет под влиянием в основном биотопических факторов. Решающими являются почвенные факторы и окружающие вырубку сообщества. Состав бывшего древостоя и состояние почвенного покрова в 1-й год после рубки играют некоторую роль в формировании структуры сообщества и выражаются в изменении доли сорных видов или видов собственно темнохвойной тайги. Кроме этого, указанные факторы в значительной степени определяют стартовые возможности доминирующих видов.

Варимакс нормализованное вращение
Извлечение по методу максимального подобия

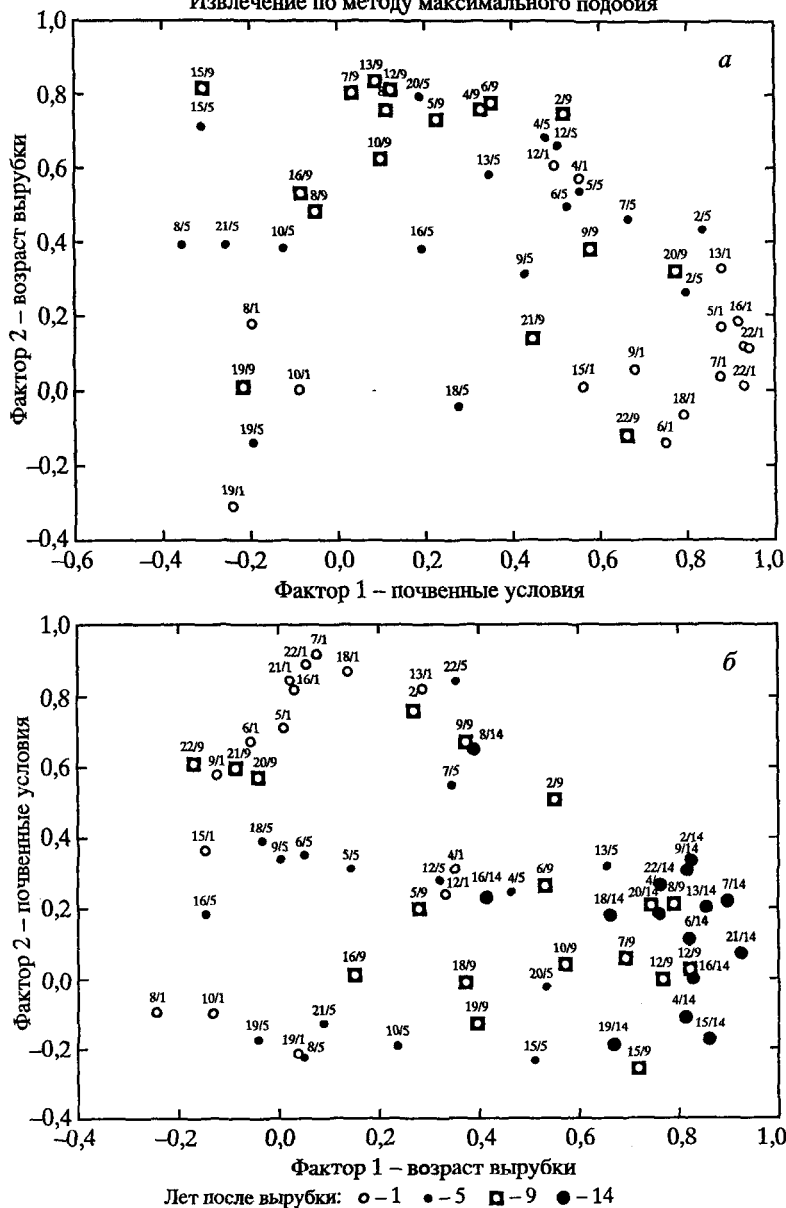


Рис. 16. Распределение описаний ППП (А: 1, 5, 9 гт., Б: 1, 5, 9, 14 гт.) в пространстве двух факторов

Обозначение объектов: числитель – № ППП, знаменатель – возраст вырубки

2. С возрастом вырубки меняется роль видов: влияние вейника лесного наиболее сильно проявляется в первые годы после рубки древостоя, полевицы тонкой – к 5-му году, а луговика извилистого и иван-чая – к 9-му году.

3. Сужение диапазона варьирования переменных по 2-му фактору (возраст вырубки), вероятно, указывает на постепенное выравнивание структуры сообществ (см. рис. 16, А).

Через 5 лет анализ был повторен с добавлением сведений о структуре напочвенного покрова сформировавшихся листовенных молодняков (см. рис. 16, Б). Не обсуждая подробно результаты анализа, имеет смысл остановиться только на одном моменте – фактор, обозначенный ранее как фактор времени (возраста вырубки) стал первым и описывал уже не 16,4%, а 35,8% полной дисперсии (см. рис. 16, Б). Таким образом, повторный факторный анализ с привлечением описаний за 14-й год обследования подтвердил наличие достаточно сильного внутреннего (ценотического) фактора, обеспечивающего развитие растительного сообщества, задающего его (развития) направление. На рисунке 16, Б также еще более заметным становится сближение структуры растительных сообществ на различных вырубках.

Другим достаточно эффективным методом оценки влияния различных факторов на структуру сообщества является метод, предложенный В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (1977), основанный на алгоритме дисперсионного анализа. Метод позволяет не только выявить факторы, влияющие на структуру сообщества, но и оценить их вклад в варьирование структуры сообщества. Оценивались факторы: время (ППП группировались по возрасту вырубки), пространство (ППП группировались по вырубкам) и количество осадков (ППП группировались по годам с приблизительно равным количеством осадков). С применением этого метода были получены результаты, которые отображены в табл. 36.

При оценке значимости временного фактора, помимо всех ППП во все годы, анализировались также данные только за три года (чтобы исключить флуктуационные изменения): 1-й, 5-й и 9-й после рубки. Также для уменьшения значимости пространственных факторов рассматривался вариант анализа структуры 5 ППП, расположенных на одной вырубке. Во всех случаях не обнаружено достоверного изменения структуры сообщества во времени. И только обилие ели и березы достоверно меняется во времени. Кроме этих видов достаточно серьезный вклад в варьирование сообщества вносят вейник лесной, луговик извилистый, но больше всех – иван-чай. То, что данными методами не было обнаружено изменения структуры сообщества во времени, противоречит результатам факторного анализа и другим наблюдениям,

Таблица 36

Зависимость структуры сообщества веиниковой вырубки от погоды, времени и комплекса пространственных факторов

Вид	Вклад вида в варьирование					Тип мобиль- ности
	Время		Осадки	Пространство		
	Все ППП	5 ППП на од- ной вы- рубке		ППП без группи- рова- ния	ППП, сгруп- пирова- ны по выруб- кам	
<i>Achillea millefolium</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Aegopodium podagraria</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Agrostis tenuis</i>	0,03	0,11	0,01	0,16	0,15	Р
<i>Alchemilla acutiloba</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Alnus incana</i>	0,03	0,00	0,02	0,13	0,11	Р
<i>Angelica sylvestris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Anthriscus sylvestris</i>	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	Р
<i>Avenella flexuosa</i>	0,06	0,01	0,01	0,15	0,25	Р
<i>Betula pubescens</i>	0,10	0,13	0,16	0,01	0,01	П
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,16	0,27	0,05	0,10	0,03	П
<i>Calluna vulgaris</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Campanula persicifolia</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Centaurea jacea</i>	0,00		0,00	0,00	0,00	В
<i>Centaurea phrygia</i>	0,00		0,00	0,00	0,00	С
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0,32	0,12	0,28	0,25	0,28	П
<i>Chenopodium album</i>	0,00	—	—	0,00	0,00	С
<i>Cirsium setosum</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Cirsium vulgare</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Convallaria majalis</i>	0,01	0,02	0,01	0,00	0,00	П
<i>Daphne mezereum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Dryopteris filix-mas</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Elymus caninus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Elytrigia repens</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Epilobium palustre</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Equisetum arvense</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0,00		0,00	0,00	0,00	С
<i>Fallopia convolvulus</i>	0,00		—	0,00	0,00	С
<i>Filipendula ulmaria</i>	0,00		0,00	0,00	0,00	В
<i>Fragaria vesca</i>	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	Р
<i>Galeopsis bifida</i>	0,01		0,00	0,00	0,00	В
<i>Galium album</i>	0,07	0,06	0,13	0,04	0,02	Р
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	П
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	Р

Таблица 36 (продолжение)

Вид	Вклад вида в варьирование					Тип мобиль- ности
	Время		Осадки	Пространство		
	Все ППП	5 ППП на од- ной вы- рубке		ППП без группи- рова- ния	ППП, сгруп- пирова- ны по выруб- кам	
<i>Hieracium umbellatum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Hypericum maculatum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Knautia arvensis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Lathyrus pratensis</i>	0,00		0,00	0,00	0,00	Л
<i>Leontodon autumnalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Lepidotheca suaveolens</i>	0,00	—		0,00	0,00	С
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Linaria vulgaris</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Lupinus polyphyllus</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Luzula pilosa</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Melampyrum nemorosum</i>	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Melica nutans</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Myosotis arvensis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Oberna behen</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Orthilia secunda</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Oxalis acetosella</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Padus avium</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Paris quadrifolia</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Phleum pratense</i>	0,00	—	—	0,00	0,00	С
<i>Picea abies</i>	0,03	0,05	0,04	0,00	0,00	П
<i>Pinus sylvestris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Populus tremula</i>	0,07	0,03	0,14	0,04	0,07	Р
<i>Potentilla erecta</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Prunella vulgaris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Ranunculus acris</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Ranunculus repens</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Rosa majalis</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Rubus idaeus</i>	0,00	—	0,00	0,01	0,01	Р
<i>Rubus saxatilis</i>	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	П
<i>Rumex acetosella</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Rumex longifolius</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Salix caprea</i>	0,02	0,06	0,03	0,02	0,01	Р
<i>Solidago virgaurea</i>	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	П
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	П
<i>Stellaria graminea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Stellaria media</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В

Таблица 36 (окончание)

Вид	Вклад вида в варьирование					Тип мобиль- ности
	Время		Осадки	Пространство		
	Все ППП	5 ППП на од- ной вы- рубке		ППП без группи- рова- ния	ППП, сгруп- пирова- ны по выруб- кам	
<i>Trientalis europaea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Trifolium pratense</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Trifolium repens</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	С
<i>Tussilago farfara</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Urtica dioica</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Р
<i>Verbascum thapsus</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	С
<i>Veronica chamaedrys</i>	0,01	0,06	0,03	0,00	0,00	Р
<i>Veronica officinalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Vicia cracca</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	Л
<i>Vicia sylvatica</i>	0,00	—	0,00	0,00	0,00	В
<i>Viola arvensis</i>	0,00	—	—	0,00	0,00	С
<i>Viola canina</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	В
<i>Viola tricolor</i>	0,00	—	—	0,00	0,00	С

Примечание: выделение жирным шрифтом указывает на достоверность при 5%-ном уровне значимости влияния указанного фактора на обилие вида. Типы мобильности (подробнее см. раздел 5.2): С – случайный, Л – локальный, В – временный, Р – распространенный, П – постоянный.

которые будут показаны ниже. Дело в том, что выбор ППП осуществлялся таким образом, чтобы отразить различные условия в пределах одной вырубки. Поэтому анализ по методу В.С. Ипатова и Л.А. Кириковой в нашем случае дал заниженную оценку временному фактору и завышенную комплексу пространственных факторов. Понимая это, все же необходимо отметить ведущую роль факторов, определяющих занос зачатков, в структуре сообщества вырубки в первые 10 лет восстановления растительности. Как видно из табл. 36, оценка влияния пространственного фактора осуществлена в двух вариантах: 1) без группирования ППП и 2) с группированием ППП по принадлежности к вырубке. Во втором случае нивелируется антропогенный фактор, заключенный в степени и способе воздействия на почву и растительность в момент рубки и восстановления леса, и тем самым усиливается значимость фактора удаленности от населенного пункта и дорог, и,

особенно, почвенного фактора. Из всех видов только *Calamagrostis arundinacea* обнаруживает значимую реакцию именно на антропогенный фактор, что объясняется его широкой экологической амплитудой, которая позволяет ему прекрасно существовать во всем спектре почвенных условий изученных вырубок. Фактор удаленности от дорог и населенных пунктов в данном случае не оказывает на него никакого воздействия, так как вейниковый покров развивается из особей, существовавших под пологом вырубленного леса, а занесенные виды не могут сравниться с ним в конкурентоспособности в данных условиях.

Другой вид, также широко распространенный на исследуемых рубках, *Avenella flexuosa*, наоборот, оказался чувствительным к почвенному фактору, а не к антропогенному. Развиваясь так же как и *Calamagrostis arundinacea* из вегетирующих под пологом леса особей, он успешно конкурирует с последним на бедных песчаных почвах, где и имеет более или менее высокое обилие. Из древесных пород отзывчивой на почвенный фактор является ольха, в то время как обилие березы не варьирует в пространстве, но изменяется во времени, в значительной степени определяя варьирование структуры сообщества.

Температурные колебания в период исследований были незначительными, заморозков не было, поэтому изучалось влияние суммарного количества осадков за летние месяцы (учеты проводились, как правило, в конце августа – начале сентября). По количеству осадков за летние месяцы годы были разбиты на три группы: до 200 мм, 200–250 мм, > 300 мм. Из всех видов только береза и ель дали результаты, свидетельствующие об их реакции на количество осадков, что объясняется, по-видимому, совпадением влияния погодного и временного факторов. Максимальное количество осадков случилось в последние годы наблюдений, а ель и береза, понятно, с каждым годом наращивали свое присутствие.

В качестве гипотезы, сформированной по результатам дисперсионного анализа, можно предположить, что варьирование обилия видов определяется комплексом пространственных факторов (биотопом), а колебания обилия видов во времени носят закономерный характер только для древесных растений.

5.4.2. Изменение структуры напочвенного покрова за 10 лет наблюдений на постоянных пробных площадях

Исследование изменения видового разнообразия растительного сообщества вырубки (раздел 5.2) показало динамичность происходящих процессов. Количество видов в сообществе определялось внешними факторами и оставалось высоким на протя-

жении всех лет исследования, при этом наблюдались достаточно серьезные изменения состава сообщества. Изучая травяные сообщества, E. van der Maarel и M.T. Sykes (1997) предложили модель “карусели” изменения видового состава, подтвержденную затем в значительно усложненном виде и для лесных сообществ А.А. Масловым (2001). Элементы подобной “карусели”, заключающиеся в периодических появлениях и исчезновениях, обнаруживаются и в нашем случае по отношению к некоторым видам. Характер взаимоотношений доминантов растительного покрова (раздел 5.3) не был постоянным и изменение обилия того или иного вида определялось комплексом факторов. Если на отдельно взятых площадках взаимоотношения видов казались четкими и определенными, то при сложении всех результатов картина “размазалась” и исход конкурентной борьбы доминантов стал не столь очевиден и временами непредсказуем. Факторный анализ показал наличие некоторых закономерностей в смене доминантов, в то время как анализ, основанный на алгоритме дисперсионного анализа, не выявил зависимостей обилий видов от возраста вырубки. Варьирование структуры сообщества в пространстве подтвердило влияние почвенных условий, удаленности от населенных пунктов и дорог, состава бывшего насаждения и окружающих сообществ и не требует особого обсуждения (см. также Уланова, Тощева, 1989; Борисова и др., 2000). Большой интерес вызывает изменение структуры сообщества во времени. С одной стороны, дисперсионный анализ показал, что обилия большинства видов сообщества не обнаруживают закономерных изменений во времени, видовой состав меняется хаотично, взаимоотношения доминантов растительного покрова не постоянны, а в целом сообщество, по данным факторного анализа и наблюдениям в природе, закономерно изменяется (см. рис. 16). Т.е. для отдельно взятых растений или популяций процессы, происходящие в сообществе, часто носят случайный характер, но при этом колебания их состояний в сообществе закономерным образом проводят его (сообщество) через определенные состояния – то, что называют стадиями сукцессии.

Происходящие процессы можно проиллюстрировать развитием сообщества на двух примыкающих друг к другу ППП (№ 8 и 9), одна из которых заложена на месте сжигания порубочных остатков (рис. 17). Здесь закономерно наблюдалось значительное участие *Chamaenerion angustifolium*. Постепенно в сообщество внедрялись *Agrcstis tenuis* и *Calamagrostis arundinacea*, последний к девятому году имел уже большее проективное покрытие, чем *Chamaenerion angustifolium*. Происходило формирование типичного сообщества вейниковой вырубки. На вплотную примыкающей к упомянутой ППП изначально сформировалось злаковое

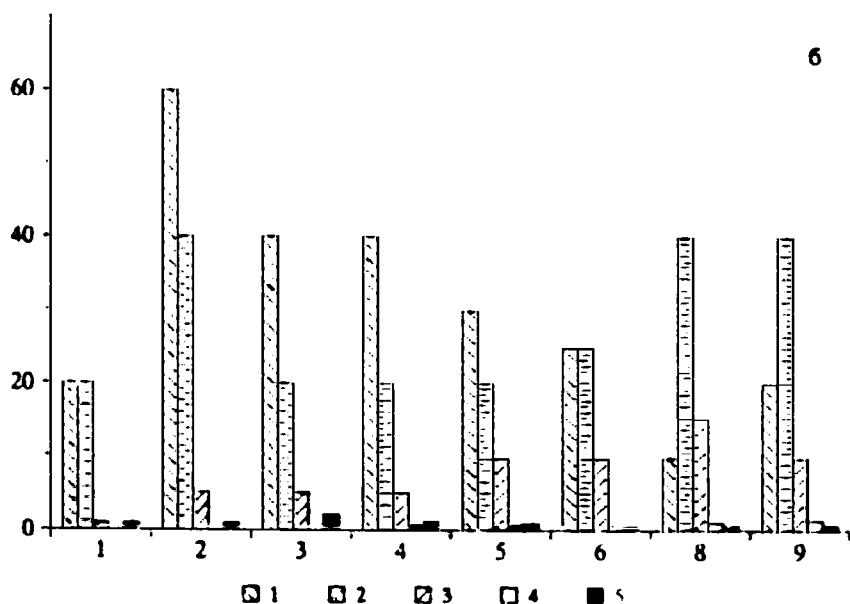
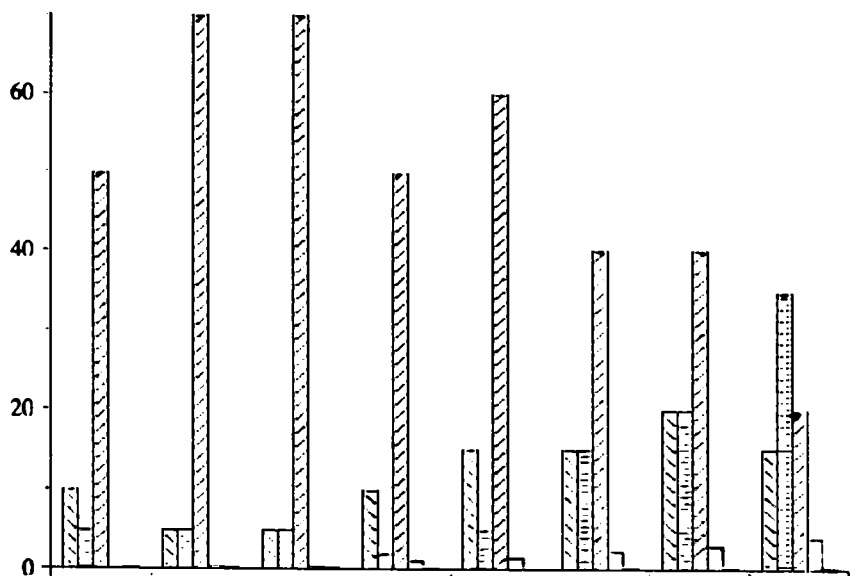


Рис. 17. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на примыкающих вплотную друг к другу ППП:

а – ППП расположена на месте сжигания порубочных остатков; б – растительный покров на ППП развивался без воздействия огня. По оси абсцисс – возраст вырубki, лет; по оси ординат – проективное покрытие в %.

Виды: 1 – *Agrostis tenuis*, 2 – *Calamagrostis arundinacea*, 3 – *Chamaenerion angustifolium*, 4 – древесные, 5 – другие

сообщество с доминированием *Agrostis tenuis* и *Calamagrostis arundinacea*, последний постепенно вытеснял полевицу, параллельно происходило заселение участка *Chamaenerion angustifolium*. На обеих площадках в течение 9 лет развитие шло таким образом, что происходило выравнивание долей преобладающих видов, в том числе и за счет проникновения и разрастания видов из соседних участков. За это время коренным образом отличавшиеся по составу и строению ППП приобрели сходный облик. Таким образом, приведенная иллюстрация процессов противоречит некоторым гипотезам, выдвинутым по результатам факторного анализа: вейник лесной наращивал свое влияние с годами, а степень участия в формировании сообщества иван-чая зависела от начального состава сообщества. Там, где *Chamaenerion angustifolium* преобладал в первые годы, его участие снижалось и, наоборот, он “усиливался” там, где изначально был “слаб”. Хорошей иллюстрацией развития растительного сообщества на вейниковой вырубке могут также служить описания двух ППП, расположенных в 20 м друг от друга и отличающихся сохранностью почвенного покрова. Одна ППП заложена на месте разворота лесозаготовительной техники: здесь наблюдались значительные повреждения почвенного покрова, это замедлило развитие растительности (рис. 18). Вторая была с хорошо сохранившимся почвенным покровом. В целом зарастание обеих ППП происходило по одному сценарию. В первые годы отмечалось абсолютное преобладание *Calamagrostis arundinacea*, далее – распространение на вырубку и разрастание *Agrostis tenuis*, *Chamaenerion angustifolium* и в последние годы – древесных растений. Количество видов при этом увеличилось вдвое, но суммарное покрытие травянистых видов без указанных выше доминантов не превышало 5%, поэтому на рисунке не отражено их участие. Эти два примера (см. рис. 17, 18) выбраны не случайно – приведены изменения двух изначально наиболее контрастных ППП в пределах одной вырубки, в других случаях выравнивание структуры сообщества происходило еще быстрее. Таким образом, независимо от первоначальных условий и соотношения видов на вейниковых вырубках формировались сообщества, как правило, с 2–3 наиболее продуктивными в конкретных условиях доминирующими видами. К доминантам можно отнести *Calamagrostis arundinacea* и *Chamaenerion angustifolium* на всех площадях и, в зависимости от почвенных условий, *Agrostis tenuis* или *Avenella flexuosa*. Позже к ним присоединялись древесные растения. С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы не поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности

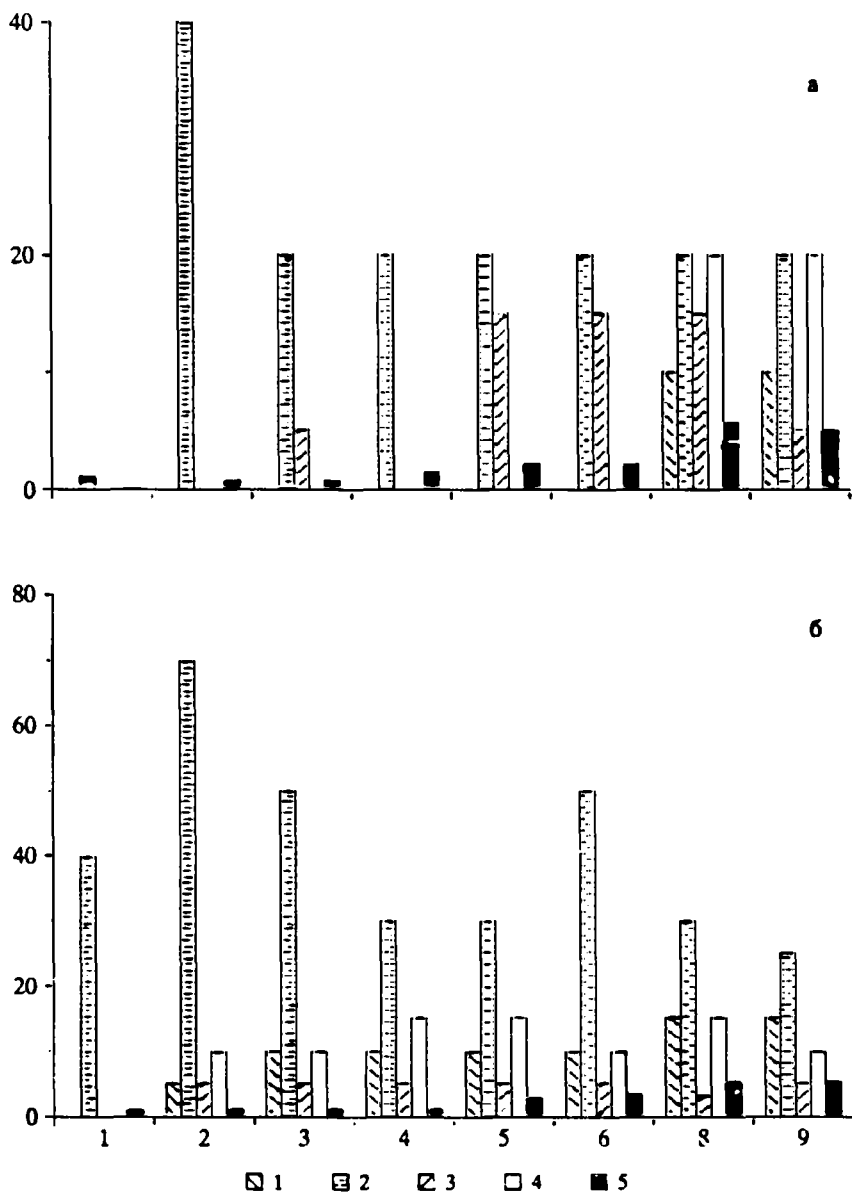


Рис. 18. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на расположенных в 20 м друг от друга ППП

а – ППП заложена на месте разворота лесозаготовительной техники, почвенный покров сильно нарушен; б – ППП заложена на участке с относительно хорошо сохранившимся почвенным покровом. По оси абсцисс – возраст вырубki, лет; по оси ординат – проективное покрытие в %.

Виды: 1 – *Agrostis tenuis*, 2 – *Calamagrostis arundinacea*, 3 – *Chamaenerion angustifolium*, 4 – *Avenella flexuosa*, 5 – древесные

растений происходит образование нового качества – сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой экологической амплитудой доминантов становится очевидной. Поскольку формирование и развитие сообщества проходит под одновременным влиянием множества факторов, именно такая его организация (олигодоминантная) способствует максимальной реализации ресурсов изменяющейся среды, т.к. раздвигает пределы высокопродуктивного существования.

Таким образом, не подтвердилась гипотеза о предопределенном снижении или возрастании с возрастом вырубки обилий отдельных доминирующих видов. Результаты факторного анализа, в данном случае, за закономерное выдали наиболее распространенное развитие сообщества (вырубки с доминированием вейника в первые годы преобладали). Закономерным же на исследованных участках можно считать выравнивание обилий нескольких наиболее продуктивных в данных условиях видов. Все исследуемые вырубки приходили к состоянию доминирования 2–3, а позже, когда к доминантам присоединялись древесные виды, – 3–4 видов.

Несмотря на то, что дисперсионный анализ не подтвердил закономерных изменений видов во времени, на основании всех представленных данных можно выделить 2–3 стадии сукцессии даже в такой кратковременный (10-летний) период развития сообщества. 1-я стадия сукцессии непродолжительна (1–2 года) и характеризуется большим количеством свободного пространства, разнообразием элементарных местообитаний, отсутствием острой конкурентной борьбы между заселяющими вырубку растениями. 2-я стадия начинается с момента появления одного или нескольких явных доминантов, заселивших большую часть пространства вырубки. В это время именно они определяют структуру сообщества и создают характерный облик вырубки. Под их влиянием происходит выравнивание условий среды. 3-я стадия начинается с момента выхода возобновления древесных пород из пространства травяного яруса. В исследованных условиях на большинстве ППП этот момент наступил на 6-й год развития растительности после рубки. Особо необходимо отметить, что в данном случае не имеется в виду редкий подрост и единичные растения рябины и ивы, оставленные лесозаготовителями. Они в значительной степени влияют на разнообразие вырубки в целом, создавая укрытия для лесных и луговых видов, препятствуя развитию крупных злаков, но не следует их учитывать при обсуждении стадий сукцессии. 3-я стадия характеризуется усилением влияния древесных пород, ведущим к перестройке всего сообщества – ос-

лаблению влияния злаков и иван-чая, увеличению обилия разнотравья и началу постепенного восстановления участия в сложении сообщества таежных видов. Часто 2-я и 3-я стадии не различаются. Это происходит, когда в составе бывшего насаждения присутствовала осина. Ее обильная поросль, обладая высокой жизненной энергией, с первых лет способна конкурировать со злаками и иван-чаем, и она значительно раньше выходит из пространства травяного яруса.

Несмотря на то что стадии сукцессии характеризуются в основном развитием доминирующих трав, зрительно и математически они определяются по древесным породам (табл. 37).

Ольха серая сравнительно неактивно участвовала в заселении вырубки – к девятому году она присутствовала только на 2 из 20 ППП. В то же время на одной ППП ольха с первого года быстро развивалась и к девятому году достигала 5 м в высоту. Недостоверность различия средних проективных покрытий ольхи в разные годы объясняется большой ошибкой, объясняемой ее редкой встречаемостью.

Береза активно заселяет вырубки, что достаточно четко проявляется в изменении проективного покрытия, средней высоты березы и количества заселенных ППП. Условно можно выделить 3 этапа развития березы на вырубке: 1 – на отдельных участках появляются всходы березы. Последующее (с 3-го года) резкое увеличение проективного покрытия березы указывает на то, что в это время происходит интенсивный занос семян на вырубку. 2 этап продолжается 3–4 года и характеризуется интенсивным прорастанием семян и появлением большого количества всходов и молодых невысоких до 0,5 м растений березы. Она еще по высоте не выходит за пределы травяно-кустарничкового яруса, но уже играет некоторую роль в формировании сообщества. Начиная с 6-го года можно говорить о выходе березы по высоте из пространства травяно-кустарничкового яруса и ее участии в формировании древесного яруса. Максимальные значения высот стволов березы принадлежат растениям, произраставшим в исходном сообществе. Таких растений было не много и нельзя говорить об их значительном влиянии, по крайней мере, на данном этапе.

Осина и ива в отличие от березы не имеют четко выраженной стадии заноса и прорастания семян, т.к. преимущественно распространяются на вырубку посредством корневых отпрысков. Именно этим объясняется небольшое по сравнению с березой количество растений, но значительно более мощное их развитие, а также относительно часто встречающиеся свободные от осины и ивы ППП. Так же как и в случае с березой часть растений осины

и ивы остались не поврежденными при рубке – их высоты показаны как максимальные в табл. 37. Так же как и береза, осина и ива с 5–6-го года начинают участвовать в формировании древесного яруса. До этого трудно выделить какие-либо этапы развития этих пород – идет плавное увеличение их проективного покрытия и высоты. На отдельных участках значительную роль в развитии ценопопуляции осины и ивы играет лось, питающийся этими породами в зимнее время.

Рябина очень хорошо возобновляется на вырубках, присутствуя в значительном количестве на большинстве ППП. Ограничивает ее развитие лось, “подстригая” на уровне снежного покрова. Именно поэтому большинство растений рябины не превосходят 1,2 м, хотя отдельные экземпляры, не поврежденные лосем, достигли к девятому году 3 м высоты. Значение рябины в формиро-

Таблица 37

Изменение проективного покрытия и высоты древесных видов по годам на вейниковых вырубках на постоянных пробных площадях

Возраст выруб- ки, лет	Вид									
	Ольха		Береза		Осина		Ива козья		Рябина	
	пп*	h**	пп	h	пп	h	пп	h	пп	h
1	0,3/1 a ^{...}	0,1	0,0/1 a	$\frac{0,05}{1,0}$	1,1/3 a	$\frac{0,08}{1,0}$	0,3/1 a	$\frac{0,03}{0,5}$	0,6/4 a	$\frac{0,1}{1,0}$
2	4,3/1 a	$\frac{0,03}{0,5}$	0,3/2 a	$\frac{0,08}{1,5}$	2,1/3 ab	$\frac{0,1}{1,0}$	1,0/2 ab	$\frac{0,05}{0,5}$	2,1/5 ab	$\frac{0,2}{1,0}$
3	4,8/1 a	$\frac{0,03}{0,5}$	2,4/7 ab	$\frac{0,3}{2,5}$	2,5/5 ab	$\frac{0,1}{1,5}$	1,3/4 abc	$\frac{0,1}{1,5}$	3,5/9 bc	$\frac{0,4}{1,3}$
4	4,8/1 a	$\frac{0,05}{1,0}$	3,4/9 ab	$\frac{0,5}{3,0}$	4,2/7 abc	$\frac{0,3}{2,5}$	2,5/5 abc	$\frac{0,2}{2,5}$	3,0/12 abc	$\frac{0,8}{2,0}$
5	6,0/1 a	$\frac{0,07}{1,5}$	4,1/14 ab	$\frac{0,8}{4,0}$	6,1/9 abcd	$\frac{0,8}{3,5}$	3,2/10 abc	$\frac{0,6}{3,0}$	3,7/13 bc	$\frac{0,8}{2,0}$
6	6,3/1 a	$\frac{0,1}{2,0}$	6,2/15 bc	$\frac{1,4}{4,5}$	6,8/9 bcd	$\frac{0,9}{4,0}$	4,2/12 bc	$\frac{0,9}{3,0}$	4,3/13 bc	$\frac{0,9}{3,0}$
8	6,4/2 a	$\frac{0,3}{4,0}$	8,0/18 d	$\frac{2,0}{5,0}$	8,0/12 d	$\frac{1,7}{5,5}$	4,9/14 c	$\frac{2,2}{5,0}$	4,7/18 c	$\frac{1,3}{3,0}$
9	6,4/2 a	$\frac{0,8}{5,0}$	8,6/19 cd	$\frac{2,0}{5,0}$	8,0/13 cd	$\frac{1,7}{5,5}$	4,8/16 c	$\frac{1,9}{5,0}$	3,4/18 bc	$\frac{1,1}{3,0}$

Таблица 37 (окончание)

Возраст выруб- ки, лет	Вид									
	Шиповник		Волчье лыко		Малина		Сосна		Ель	
	пп	h	пп	h	пп	h	пп	h	пп	h
1	0,0 а	0	0,0 а	0	0,2/1 а	$\frac{0,03}{0,5}$	0,2/1 а	$\frac{0,03}{0,7}$	0,2/19 а	$\frac{0,2}{0,3}$
2	0,0 а	0	0,0 а	0	1,0/2 а	$\frac{0,05}{0,5}$	0,2/1 а	$\frac{0,05}{1,0}$	0,2/19 а	$\frac{0,2}{0,3}$
3	0,0 а	0	0,1/1 ab	$\frac{0,03}{0,5}$	1,3/2 а	$\frac{0,08}{1,0}$	0,2/2 а	$\frac{0,06}{1,0}$	0,2/20 а	$\frac{0,3}{0,5}$
4	0,1/1 а	$\frac{0,03}{0,5}$	0,2/2 ab	$\frac{0,05}{0,5}$	1,6/3 а	$\frac{0,1}{1,0}$	0,2/2 а	$\frac{0,08}{1,2}$	0,2/20 а	$\frac{0,4}{0,8}$
5	0,1/1 а	$\frac{0,03}{0,5}$	0,3/2 б	$\frac{0,05}{0,5}$	1,8/5 а	$\frac{0,2}{1,5}$	0,3/3 ab	$\frac{0,1}{1,5}$	0,7/20 а	$\frac{0,5}{1,2}$
6	0,1/1 а	$\frac{0,03}{0,5}$	0,3/4 б	$\frac{0,1}{0,7}$	1,2/2 а	$\frac{0,1}{1,5}$	0,3/3 abc	$\frac{0,1}{1,7}$	1,1/20 а	$\frac{0,8}{2,0}$
8	0,5/1 а	$\frac{0,03}{0,5}$	0,1/2 ab	$\frac{0,06}{0,7}$	0,6/2 а	$\frac{0,1}{1,5}$	0,8/5 bc	$\frac{0,2}{3,0}$	4,9/20 б	$\frac{1,0}{2,5}$
9	0,3/1 а	$\frac{0,04}{0,7}$	0,2/3 ab	$\frac{0,08}{0,7}$	0,8/2 а	$\frac{0,1}{1,5}$	0,9/10 c	$\frac{0,4}{4,0}$	5,6/20 б	$\frac{1,3}{3,0}$

* – проективное покрытие (сомкнутость)/кол-во ППП, на которых произрастал вид;

.. – в числителе средняя высота, в знаменателе – максимальная;

... – одинаковые буквы отмечают отсутствие достоверного (5%-ный уровень значимости) отличия проективного покрытия в соответствующие годы (Kruskal-Valis тест).

вании структуры растительного сообщества несравненно ниже, чем описанных выше древесных пород.

Шиповник и черемуха присутствовали только на 1 ППП каждый. Обилие их незначительно, постепенно увеличивалось к девятому году.

Малина и волчье лыко произрастали под пологом бывшего насаждения, их обилие несколько увеличивалось после рубки до 5 года, потом снизилось (у малины различие в покрытии по годам не подтверждено статистически). Оба вида присутствовали на небольшом количестве ППП и не играли серьезной роли в структуре сообщества.

Сосна не являлась доминирующим или даже широко распространенным видом на исследованных вырубках. К девятому году она присутствовала только на половине ППП. Можно отметить три источника появления растений сосны: 1) растения, сохранившиеся после рубки; 2) из семян, занесенных на вырубку; 3) примесь в посадках ели. От способа появления на вырубке зависела высота и состояние растения. Максимальные высоты, отмеченные в таблице 37, принадлежали возобновлению сосны, сохраненному при рубке древостоя. После шестого года произошли достаточно серьезные, подтвержденные статистически, увеличения средней высоты и покрытия сосны. В это время часть саженцев превысила травяно-кустарничковый ярус.

Появление растений ели на вырубке так же как и для сосны обусловлено тремя причинами, большая часть это искусственные посадки двух- или пятилетними саженцами. Так же как и для сосны максимальные высоты принадлежали растениям, выжившим во время рубки. В то же время основу ценопопуляции составляли посаженные человеком растения. Немаловажен и тот факт, что с возрастом вырубки снижается число всходов хвойных пород, что в значительной степени обусловлено влиянием травянистой растительности и мохового покрова, где он есть. Многочисленные всходы сосны и ели, появившиеся в первый год на свободных от травы участках, в большинстве своем погибают в последующие годы. После шестого года наблюдался качественный скачок в развитии ценопопуляции ели, выраженный в значительном увеличении проективного покрытия и высоты саженцев. Причиной этого является выход большого количества саженцев из пространства травяно-кустарничкового яруса.

Подводя итог обсуждению результатов исследований на постоянных пробных площадях на вейниковых вырубках ельников черничных, необходимо отметить некоторые основные результаты.

Видовое разнообразие в первые годы после рубки древостоя резко возрастает за счет заноса зачатков растений, которые имеют высокие шансы укорениться благодаря снятию давления деревьев и образованию в результате механизированных рубок, а затем и посадок леса разнообразных элементарных местообитаний. Некоторые из занесенных видов в дальнейшем не исчезают, а продолжают существовать в угнетенном состоянии или в состоянии зачатков, переживая неблагоприятные условия, периодически появляясь и создавая эффект “карусели”. Рассмотрение отдельных процессов формирования сообщества вырубки (видовой состав, взаимоотношения растений), их изменчивость создает впечатление хаотичности происходящего, которое, впрочем, под-

тверждается результатами применения различных математических методов, выдвигающих гипотезы, носящие часто противоположный характер. Растительное сообщество вейниковой вырубки, тем не менее, закономерным образом проходит через определенные стадии развития, формируя структуру, позволяющую ему наиболее продуктивно в данных условиях использовать ресурсы среды для обеспечения своего развития. Все это указывает на то, что растительное сообщество – это не простая совокупность растений, совместное их произрастание и множественные связи друг с другом и средой образуют новое качество. Процессы формирования растительного сообщества, таким образом, не могут рассматриваться и моделироваться исходя из только целесообразности поведения отдельно взятых растений или популяций и в отрыве сообщества от его позиции в пространстве и во времени. Соседние сообщества и антропогенные местообитания в значительной степени определяют видовой состав и облик вырубки на начальных этапах зарастания. А сукцессионный ряд достаточно жестко задает направление развития и ограничивает амплитуду колебаний состояний растительного сообщества при том, что состав видов и их взаимоотношения разнообразны и не всегда предсказуемы.

С этой точки зрения следует взглянуть и на распространенное мнение о возрастании разнообразия сообщества с приближением к климаксу, базирующееся на тезисе о зависимости стабильности экологической системы от разнообразия слагающих ее видов (Одум, 1975; Tilman, Downing, 1994; и др.). В то же время в литературе имеется достаточно сведений об обратном (см. Bengtsson et al., 2000), и также известно, что коренные леса таежной зоны отличаются низким видовым разнообразием по сравнению с сообществами, находящимися на различных стадиях сукцессии (см. Tonteri, 1994). Как уже отмечалось, на вырубке формируется олигодоминантное сообщество, устойчивость которого обеспечивается сочетанием свойств наиболее продуктивных в конкретных условиях видов. На лесном этапе развитие сообщества проходит под “давлением” древесных видов. На этапе смешанных древостоев олигодоминантность свойственна каждому ярусу. В напочвенном покрове к все еще обильным злакам добавляются такие виды как *Melampyrum* spp., *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Convallaria majalis*, а также *Vaccinium myrtillus*, постепенно усиливающая свое присутствие. Сосуществование большого количества обильных видов обеспечивается в значительной степени неоднородностью древесного яруса. С приближением к климаксу в древесном и травяно-кустарничковом ярусах может остаться по 1–2 доминирующих вида. Продолжающееся снижение видового

разнообразия компенсируется внутрипопуляционным разнообразием доминантов. Древесные доминанты сами участвуют в реализации освободившегося пространства, выполняя функции видов различных ценотических стратегий, способствуя повышению продуктивности и устойчивости сообщества. Примером может быть явление, когда множество всходов ели, как сплошная щетка покрывает места с нарушенным верхним слоем почвы. Через год—два из сотен и тысяч всходов остаются единицы, если остаются вообще. В данном случае всходы ели выполняют важную для сообщества функцию растений—пионеров, интенсифицируя процессы почвообразования аналогично малолетним видам начальных стадий формирования растительного сообщества на нарушенных местообитаниях. Таким образом, продуктивность и пластичность сообщества обеспечивается на разных этапах высоким видовым разнообразием, олигодоминантностью и (или) внутрипопуляционным разнообразием эдификаторов (см. также Уиттекер, 1980; Дыренков, 1984). Суть этих приспособлений заключается в максимальной реализации ресурсов среды, повышении устойчивости или сохранении направления развития сообщества при расширении диапазона возможного воздействия внешних факторов.

Глава 6

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЫРУБОК

Вопрос классификации растительных сообществ всегда был одним из наиболее дискуссионных в фитоценологии. В отличие от систематики растений, давно имеющей достаточно стройные классификации, синсистематика – это множество принципиально отличающихся подходов. Связано это в основном с тем, что в отличие от организмов растительные сообщества в большинстве случаев не имеют четких пространственных границ, структура их к тому же изменчива во времени. Масштабы и периоды изменений также разнообразны. Явления бесконечности и непостоянства растительных сообществ в пространстве и во времени нашли отражение в концепции пространственного и временного континуумов¹. При буквальном соблюдении их положений собственно классифицирование, в прямом понимании этого термина, неприменимо к большинству растительных сообществ. Описания, выполненные в достаточно большом количестве случайно выбранных мест и в разное время, характеризующие все варианты растительного покрова на исследуемой территории, образуют единый непрерывный массив. Для группирования отдельных описаний растительности и четкого их разделения на хорошо различающиеся синтаксоны необходимы предварительно определенные эталоны или заранее намеченные типичные (ключевые) участки. В любом случае, результаты классифицирования фитоценозов могут давать результаты, существенно зависящие от представлений исследователя об объекте, поставленной цели, доступных средств сбора и анализа данных, особенно в случае работы с изменчивыми вторичными сообществами. Этот момент является большим препятствием к созданию единой (основанной на одном классификационном подходе) классификации растительных сообществ.

¹ “Континуум – это свойство растительного покрова, выражающееся в том, что любые два произвольно выбранных примыкающих друг к другу участка, независимо от их размеров и способа определения их общей границы, всегда имеют общие признаки” (Ипатов, Кирикова, 1985).

Собственно, создание единой классификации может найти поддержку, в первую очередь, у исследователей, создающих классификацию ради классификации. И тогда, конечно, можно пренебрегать некоторыми значительными или незначительными деталями или особенностями растительных сообществ. В целом же, чем более формализована классификация растительных сообществ, тем менее информативно положение сообщества в ней, особенно когда обобщаются материалы, собранные и проанализированные разными авторами.

В общенаучном понимании классификация – это система соподчиненных понятий (классов, объектов, явлений) в той или иной отрасли знания или деятельности человека, составленная на основе учета общих признаков объектов и закономерных связей между ними и позволяющая ориентироваться в многообразии объектов и являющаяся источником знаний о них. Если деление объектов происходит по существенным признакам самих объектов, классификацию называют естественной. Любая классификация растительных сообществ, являясь логической системой, должна обладать тремя основными признаками.

1. Выражать собой единство частей – отражать основные характерные особенности, единые для всех объектов системы, в нашем случае растительных сообществ;

2. Отражать порядок внутри системы, т.е. иметь четкие правила классифицирования объектов;

3. Отражать закономерные связи объектов, т.е. отражать связи каждого объекта с другими внутри системы и с объектами вне системы.

При создании классификации растительных сообществ важно создание эффективного инструмента исследования, а в случае классификации вырубок еще и инструмента планирования лесохозяйственных мероприятий. Тогда, рассматривая классификацию как инструмент, необходимо стремиться не к единообразию, а, допуская множество классификаций, – к созданию таковой классификации, которая указанием местоположения синтаксона в системе дает наиболее подробную его характеристику.

6.1. КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

Обзор и анализ лесных типологий приводится во многих публикациях (Колесников, 1967; Александрова, 1969; Воробьев, Остапенко, 1977; Рысин, 1982; и др.), поэтому будет сделан акцент на работах, связанных с таежной зоной и преимущественно с Карелией и соседними регионами.

Развитие лесной типологии в России связано, в первую очередь, с ее хозяйственным значением. Первая лесная типология была создана лесоустроителем Н.К. Генко в 1889 г. при обследовании им лесов Беловежской пуцци. Было выделено 8 типов леса по доминантам и условиям увлажнения. В этой классификации и в некоторых других, используемых в конце XIX – начале XX вв., для обозначения выделенных типов леса использовались названия, бытовавшие у населения устраиваемых территорий. В дальнейшем в российском и советском лесоведении было достаточно много подходов к выделению типов леса: А.Я. Гордягина, Г.Ф. Морозова, П.П. Серебренникова, А.А. Крюденера, В.Г. Нестерова, Я.Я. Васильева, В.Н. Сукачева, П.С. Погребняка и др. По сути, все эти классификации базировались на группировании биологически равноценных местообитаний, определяющих характер растительности (ее физиономию). Отличались они большим или меньшим вниманием к почвенному богатству или увлажнению, или, наоборот, к признакам растительности. Одними из первых классификаций северных лесов являются типологии Архангельской губернии (Соколовский, 1908) и Вологодской губернии (Гуторович, 1897). И.И. Гуторович выделил 9 типов леса по почвенным характеристикам и положению в рельефе. В тот же период на территории Пудожского и Водлозерского уездов, находящихся на границе современных Архангельской области и Республики Карелия, В. Ляхович (1891) выделял типы почв в качестве основы для характеристики лесов. Другим характерным примером построения лесной типологии, исходя из состава и бонитета насаждения и отражающих почвенно-грунтовые особенности местообитания, является подход П.П. Серебренникова (1904), выделившего в начале XX в. для Севера России 15 типов леса по преобладающим породам и по степени почвенной влажности. В 1914 г. была опубликована типология лесов Вытегорского уезда Олонецкой губернии (Дробов, 1914). Автор выделил 4 типа еловых и 3 типа сосновых насаждений, присвоив им имена, используемые в просторечии: остров, салма, нива, согра, бор-мяндач, кондовый бор, сосна по болоту. Необходимо особо отметить то, что В.П. Дробов отдельно рассматривал “временные” типы насаждений, образующиеся на пожарищах, описывая смену пород. В 1923 г. выходит статья Н.Я. Овчинникова с характеристикой лесов территории Карелии и Кольского полуострова. Им выделено и описано 5 сосновых и 4 еловых (2 из которых – болотные) типов леса. Это лишь некоторые первые попытки систематизации лесов севера Европейской России.

В целом первые годы начала XX в. в России характеризовались быстрым и широким распространением взглядов о необхо-

димости введения в практику лесного хозяйства научно обоснованной лесной типологии. И.И. Гуторович (1908), обобщая и анализируя существовавшие в то время лесные типологии и предлагая свою по признакам древостоя и местообитаний, заключил статью словами: “Так как вопрос о растительных сообществах имеет, несомненно, весьма важное значение в лесном хозяйстве, то нам, сталкивающимся постоянно с гигантами этих сообществ, т.е. с лесонасаждениями, по моему мнению, следовало бы заняться изучением и разъяснением тех тайн природы, которые она перед нами скрывает. Значительную пользу делу возможно было бы оказать путем установления программы для исследования типов насаждений, так как плодотворных результатов возможно ожидать только от систематического и строго обдуманного труда” (стр. 1276). Подобные взгляды активно пропагандировал и Г.Ф. Морозов (1903), считающийся основателем первой в мире лесотипологической школы и сформулировавший необходимость географического подхода к классификации лесных местообитаний и произрастающих на них насаждений. Характеризуя типологию как экологию лесных сообществ, он считал, что этот вопрос практически не изучен, и рассчитывал на проведение широкомасштабных лесотипологических исследований. Г.Ф. Морозов указывал также на необходимость учитывать динамику (“историю”) лесов при разработке их типологии, именно это направление было в дальнейшем развито его учеником Б.А. Ивашкевичем.

В напряженных дискуссиях в России в начале века были сформулированы основы разнообразных классификационных подходов в том числе и таких известных ученых, как В.Н. Сукачев, А.А. Крюденер, М.М. Орлов, Е.В. Алексеев, Б.А. Ивашкевич, взгляды которых на протяжении всего последующего времени существенно влияли на теорию и практику лесного хозяйства.

Направление лесной типологии, основанное на приоритете признаков местообитания, достигло логического завершения в классификациях Е.В. Алексеева и П.С. Погребняка, создавших двумерные классификационные схемы (эдафические сетки). По одной оси откладывалось богатство почвы, по другой – степень увлажнения. Оба автора были последовательными критиками фитоценологического (фитосоциологического) подхода В.Н. Сукачева, считая, что он имеет только теоретическое значение, а для лесоводства необходима простая классификация, основанная на постоянных признаках местообитания. Классификационная схема П.С. Погребняка (1955) используется преимущественно в Украине, а также в южных районах страны. Попытки масштабного расширения зоны ее действия не имели успеха, и результаты

ограничились механическим упоминанием в описаниях лесных участков.

Фитоценологическое направление в одном из крайних своих проявлений представлено классификацией работавшего в лесах севера Европы и Сибири геоботаника А. Каяндера (A. Cajander), определявшего тип леса как “..все насаждения, растительность которых в возрасте спелости и при степени сомкнутости древостоя, близкой к нормальной, характеризуются в существенном общим видовым составом и одним и тем же эколого-биологическим характером” (по Сукачеву, 1931). А. Каяндер выделил по признакам напочвенного покрова для Финляндии 5 классов лесов: 1) сухие, 2) свежие мшистые, 3) богатые, 4) топяные, 5) болотные с кустарничками. В каждом классе выделялись несколько типов леса по характерным видам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Так, в классе “сухие леса” выделено 5 типов: *Cladonia*-Тип (CIT) – лишайниковый, *Myrtillus-Cladonia*-Тип (MCIT) – чернично-лишайниковый, *Calluna* Тип (CT) – вересковый, *Empetrum-Myrtillus*-Тип (EMT) – воронично-черничный, *Vaccinium* Тип (VT) – брусничный. А. Каяндер различал ассоциации, в которые объединял участки растительности (фитоценозы) по признакам доминирующих и характерных видов, и типы леса, характеризующие местообитания и имеющие лесохозяйственное значение. Совместная работа с лесоводами позволила ему заложить фундамент ориентированной на практику системы оценки продуктивности лесных земель, которая применяется в лесах Финляндии и соседних странах по настоящее время, являясь в значительной степени основой для экономических расчетов (Куусела, 1998).

Особого внимания заслуживает лесная типология В.Н. Сукачева, которая широко используется в практике таежного лесоводства. Подход В.Н. Сукачева к выделению ассоциаций (типов леса) называют часто фитосоциальным или фитоценологическим. Действительно, В.Н. Сукачев считал, что сущность растительного сообщества заключается в таком его устройстве, которое позволяет максимально использовать “производительные силы местообитания”, т.е. предполагалось, что эффективность использования ресурсов среды растительным сообществом выше, чем если бы это была группа независимо существующих друг от друга растений. Таким образом, в основу выделения ассоциации (низшей таксономической единицы – по Сукачеву) должен быть положен характер взаимоотношений растений, который определяется: “1) свойствами составляющих сообщество растений, 2) их пространственным распределением в сообществе, 3) степенью их развития и 4) взаимодействием с условиями существования” (Сукачев, 1972. Стр. 21). Г.Ф. Морозов (1927) также подчеркивал со-

циальный аспект в определении леса. Выделенные по доминантам типы леса объединяют насаждения на биологически равноценных местообитаниях (понятие было введено А. Каяндером). Чем отличается тип леса по В.Н. Сукачеву от других лучше всего сказано им самим: "... если мы возьмем определение типа насаждений Г.Ф. Морозова, ... определение типа леса, которое я дал выше, и, наконец, в понимание типа А. Каяндера введем разделение по составу пород, то, в общем, мы должны получить одно и то же" (Сукачев, 1972. Стр. 33). Позднее В.Н. Сукачев (1934), еще раз оценив подход Каяндера, признал справедливость установления типа леса по доминантам напочвенного покрова без указания древесных видов, но предложил именовать их термином "цикл", а при выделении типов леса учитывать доминанты древесного яруса.

На принципах классификации, сформулированных В.Н. Сукачевым, базируется классификация лесов Европейского Севера (Львов, Ипатов, 1976; Рысин, 1975; Чертовской и др., 1976; Чертовской, 1978), в том числе и Карелии, разработанная Ф.С. Яковлевым и В.С. Вороновой (1959), которые помимо результатов собственных исследований проанализировали и обобщили ранее опубликованные разработки С.Я. Соколова (1926), С.П. Ускова (1930), Ю.Д. Цинзерлинга (1932), В.И. Рутковского (1933). Последняя работа интересна тем, что только для северной подзоны автор выделяет 34 типа леса, уделяя внимание почвенным характеристикам, доминантам всех ярусов (название типа леса включает доминанты древесного, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов) и динамическим характеристикам сообщества, указывая события, предшествующие образованию типов производных лесов. В.И. Рутковский дает схемы (эдафо-фитоценотические ряды) типов леса и схемы распределения наиболее распространенных типов леса в зависимости от рельефа и геологического строения, приводит подробные описания каждого типа леса со списками видов и анализирует их соответствие с выделенными другими авторами синтаксонами. На то время это была, пожалуй, одна из наиболее подробных сводок по типам леса северной тайги. Типология лесов, составленная Ф.С. Яковлевым и В.С. Вороновой (1959), позднее дополнялась и уточнялась многими авторами (Виликайнен, 1971; Казимиров, 1971; Сосновые ..., 1974; Виликайнен и др., 1977; Медведева, Егорова, 1977; Медведева и др., 1980; Зябченко, 1984; Громцев, 1993; 2000; Юрковская, 1993; Разнообразие ..., 2003; и др.).

В табл. 38 представлена схема коренных лесов плакорных местообитаний, ординированных по признакам увлажнения и трофности почв, разработанная совместно с Н.Г. Федорец. Эта схема в

Таблица 38

Типы лесов плакорных местообитаний Карелии

Типы леса	Типы почв	Условия увлажнения	Трофность
Северотаежная подзона			
<i>Pinus sylvestris</i> – [<i>Cladonia</i>] (Сосняки лишайниковые)	Поверхностно-подзолистые песчаные на флювиогляциальных и моренных песчаных отложениях	Сухие	Олиготрофные, мезо-олиготрофные
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (Сосняки брусничные)	Подзолы иллювиально-железистые, иллювиально-гумусово-железистые песчаные на песчаной и супесчаной морене. Подзолистые глубинно глееватые песчаные и супесчаные на водно-ледниковых отложениях	Свежие	Мезо-олиготрофные, олиго-мезотрофные
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium myrtillus</i> (Сосняки черничные)	Подзолы иллювиально-гумусово-железистые, железисто-гумусовые песчаные и супесчаные на морене и слоистых песках, подстилаемых суглинками и глинами		Олиго-мезотрофные
<i>Picea abies</i> – <i>Vaccinium myrtillus</i> (Ельники черничные)	Подзолы иллювиально-гумусово-железистые и железисто-гумусовые супесчаные. Пятнисто-подзолистые супесчаные и суглинистые на супесчаной и суглинистой морене		Мезотрофные, эвтрофно-мезотрофные
Среднетаежная подзона			
<i>Pinus sylvestris</i> – [<i>Cladonia</i>] (Сосняки лишайниковые)	Поверхностно-подзолистые песчаные на флювиогляциальных отложениях	Сухие	Олиготрофные
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (Сосняки брусничные)	Подзолы иллювиально-железистые, гумусово-железистые песчаные на озерно-ледниковых и песчаных моренных отложениях	Сухие – свежие	Мезо-олиготрофные, олиго-мезотрофные

Таблица 38 (окончание)

Типы леса	Типы почв	Условия увлажнения	Трофность
<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium myrtillus</i> (Сосняки черничные)	Подзолы иллювиально-железистые, гумусово-железистые, пятнисто-подзолистые, глубинно-глееватые песчаные и супесчаные на озерно-ледниковых отложениях и песчаной и супесчаной морене	Свежие	Олиго-мезотрофные
<i>Picea abies</i> – <i>Vaccinium myrtillus</i> (Ельники черничные)	Подзолы иллювиально-гумусово-железистые песчаные и супесчаные; пятнисто-подзолистые супесчаные суглинистые и глинистые; эллювиально-поверхностно-глееватые суглинистые и глинистые; Дерново-подзолисто-грунтово-глееватые суглинистые		Мезотрофные
<i>Picea abies</i> – <i>Oxalis acetosella</i> (Ельники кисличные)	Пятнисто-подзолистые супесчаные и суглинистые, подзолистые суглинистые и глинистые, эллювиально-поверхностно-глееватые суглинистые и глинистые на ленточных глинах. Буроземы типичные		Мезо-эвтрофные
<i>Picea abies</i> – <i>Aegopodium podagraria</i> (Ельники неморально-травные)	Подзолистые суглинистые и глинистые, эллювиально-поверхностно-глееватые суглинистые и глинистые на ленточных глинах		Мезо-эвтрофные, эвтрофные

дальнейшем будет использована для классифицирования растительных сообществ вырубок. Зональными для средней и северной тайги являются ельники (Чертовской, 1978; Юрковская, 1993), но отличительной особенностью Кольско-Карельской геоботанической подпровинции, к которой принадлежит большая часть территории Карелии, является преобладание по площади сосновых лесов (см. гл. 2), поэтому схема отражает как сосновые так и еловые коренные типы леса, но не включает аazonальные,

интразональные и экстразональные, соответственно болотные, скальные и горные (редколесья) леса.

В настоящее время в Европе и в России одним из популярных методов классификации растительных сообществ является метод Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet). Ранее его распространение во многом сдерживалось трудоемкостью этапа анализа описаний, но с широким внедрением компьютеров эти ограничения были сняты. Суть метода заключается в выделении ассоциаций по диагностическим (характерным и дифференциальным) видам. Браун-Бланке полагал, что фитоценозы могут быть достаточно полно охарактеризованы по видовому составу, и это, наверное, справедливо в отношении коренных сообществ. В то же время его метод малоэффективен по отношению к вторичным сообществам, часто отличающимся непостоянством и сильной изменчивостью состава. Метод классификации Браун-Бланке практически не распространен в таежной зоне, где при классификации коренных лесных сообществ дает результаты, не отличающиеся от традиционных подходов, что было убедительно продемонстрировано В.И. Василевичем (1983а) при классифицировании ельников Северо-Запада России. Наверное, это и то, что применение метода затруднено при классифицировании вторичных лесных сообществ, является основной причиной отсутствия широкого признания классификации Браун-Бланке в скандинавских странах, Канаде, на севере России. Одним из немногих примеров применения метода Браун-Бланке в лесной типологии европейской тайги является исследование К.О. Короткова “Леса Валдая” (1991), где выделено 4 ассоциации. Современное состояние флористической классификации таежных лесов европейской части России (продромус и описание 6 ассоциаций) приводится во второй части книги “Восточно-европейские леса” (2004).

В.И. Василевич (1995) предложил комбинированный доминантно-флористический метод выделения ассоциаций, сочетающий в себе преимущества флористического и количественного подходов. На предварительном этапе выделяются группы по доминирующим видам, затем – по дифференцирующим. Объективность выделения полученных групп проверяется количественными методами (критериями Кокрена и Сьеренсена). Преимуществом такого подхода над чисто флористическим является большая объективность выделения синтаксонов.

Классификационный метод В.Н. Сукачева лег в основу многих лесных типологий, разработанных в России. Но, как правило, они охватывали хвойные леса и, преимущественно, коренные сообщества. В то же время в широко распространенных в европейской части страны производных лесах значительную часть состава

влияют сообщества с преобладанием мелколиственных пород. Производными считаются ассоциации, возникшие в результате нарушения естественного хода смен растительности под воздействием какого-либо фактора (пожар, вырубка и т.п.). Производные ассоциации с доминированием мелколиственных пород, как правило, недолговечны из-за быстрой смены древесных доминантов и характеризуются мозаичностью напочвенного покрова. Структура травяного яруса в мелколиственных лесах в значительно большей степени зависит от древесной синузии и внешних (антропогенных) воздействий, предшествующих образованию сообщества, т.е. она не столь четко, как структура напочвенного покрова коренных ассоциаций, характеризует условия экотопа. Многообразие (Воробьев, 1953), динамичность и мозаичность производных сообществ затрудняет их классификацию. Ф.С. Яковлев и В.С. Воронова (1959) приводят перечень из 8 типов производных мелколиственных насаждений Карелии, который далеко не полностью отражает все разнообразие сообществ с преобладанием берез, ольхи серой и осины, так по А.А. Ниценко (1972) на Европейской территории России насчитывается около двухсот ассоциаций каждой из указанных пород. Некоторые дополнительные сведения о типах производных мелколиственных лесов можно также найти в публикациях М.И. Виликайнена (1971), М.И. Виликайнена и А.А. Кучко (1977) и др.

На разработанных В.И. Василевичем (1995) принципах доминантно-флористической классификации основываются типологии березняков (Василевич, 1996, 1997), осинников (Бибикова, 1998), сероольшаников (Василевич, 1998) и черноольшаников (Василевич, Шукина, 2001) северо-запада России. Классификация обобщает многолетние исследования ученых Ботанического института в смежных с Карелией областях. В основе выделения групп сообществ лежат признаки доминирующих и дифференциальных видов. Процесс кластеризации проводится с помощью математических методов. В.И. Василевич (2000) также выделяет циклы мелколиственных лесов, аналогичные циклам В.Н. Сукачева (1934) и типам леса А. Каяндера.

Развитие лесной промышленности в 20 веке привело к образованию огромных площадей вырубок, возникла необходимость их систематизации. Концентрированные вырубки можно объединять по группам на основе нескольких признаков (Мелехов, 1958), в т.ч. по характеру рубок (сезон, механизация), по типу леса до рубки, по характеристике растительности, сформировавшейся после рубки, а также по технологии лесовосстановления (Калиниченко и др., 1973). Некоторые травянистые сообщества первых лет после рубки М.Л. Раменская (1958) включала в луговую рас-

тельность. Но такой подход не в состоянии охватить все разнообразие растительных сообществ вырубок и не отвечает требованиям лесного хозяйства. Основываясь на лесной типологии А.К. Каяндера, Г. Вальтер (1974) предложил выделять четыре типа вырубок в бореальной зоне хвойных лесов. В 50-е годы 20 столетия И.С. Мелехов (1959а) разрабатывает теоретические основы типологии вырубок, на основе которых создаются региональные классификации (Зубарева, 1960; Кожухов, 1971; Бобруйко, 1976; Сабан, 1976; Листов, 1986; Воспроизводство ..., 1988), в том числе и Карелии (Воронова, 1964а; Ронконен, 1975). Основной таксономической единицей является тип вырубки, аналогичный типу леса в понимании В.Н. Сукачева, т.е. тип вырубки определяется исходя из доминантов растительного покрова и лесорастительных условий. Авторами указанных классификаций отмечается закономерная связь типов вырубки с типом леса, бывшим до рубки (рис. 19). Особое значение для лесного хозяйства имеет прогнозирование развития растительности вырубки в зависимости от типа леса и условий местообитания и, соответственно, планирование и оценка стоимости лесовосстановительных мероприятий еще до рубки леса (Мелехов, 1966; Пигарев и др., 1967; Скляр и др., 1967). Р.С. Зубарева (1960) на Урале кроме типа (отличается от такового по И.С. Мелехову географической привязкой) и группы типов вырубок (ее группа типов соответствует типу Мелехова) вводит понятие этап развития вырубки, понимая под ним определенное состояние среды и растительности в тот или иной возрастной отрезок времени. 10 типов вырубок она объединяет в 4 группы и три категории (суховатые, свежие и влажные). С.Н. Санников (1968) в тип вырубки вполне определенно включает признак "одинакового направления и темпа зарастания" (стр. 282), делая динамику восстановления растительности основным признаком типа вырубки наряду с видовым составом и естественным возобновлением древесных пород. Под типом вырубки он понимает совокупность сплошных временно не покрытых лесным пологом вырубок в одном типе леса (лесорастительных условий), характеризующуюся одинаковым преобладающим типом субстрата (напочвенной среды), однотипностью сочетания и динамики всех других взаимосвязанных факторов среды, лесовозобновления, близкими условиями обсеменения и, как следствие, — сходством в направлении и ритме смены фаз лесовосстановительного процесса (Санников, 1970). Динамическая типология в рубок сосновых и еловых лесов севера европейской России, предложенная В.Ф. Цветковым (1997, 2002б), основывается на двух основных признаках: лесорастительные условия и развитие возобновления древесных пород.

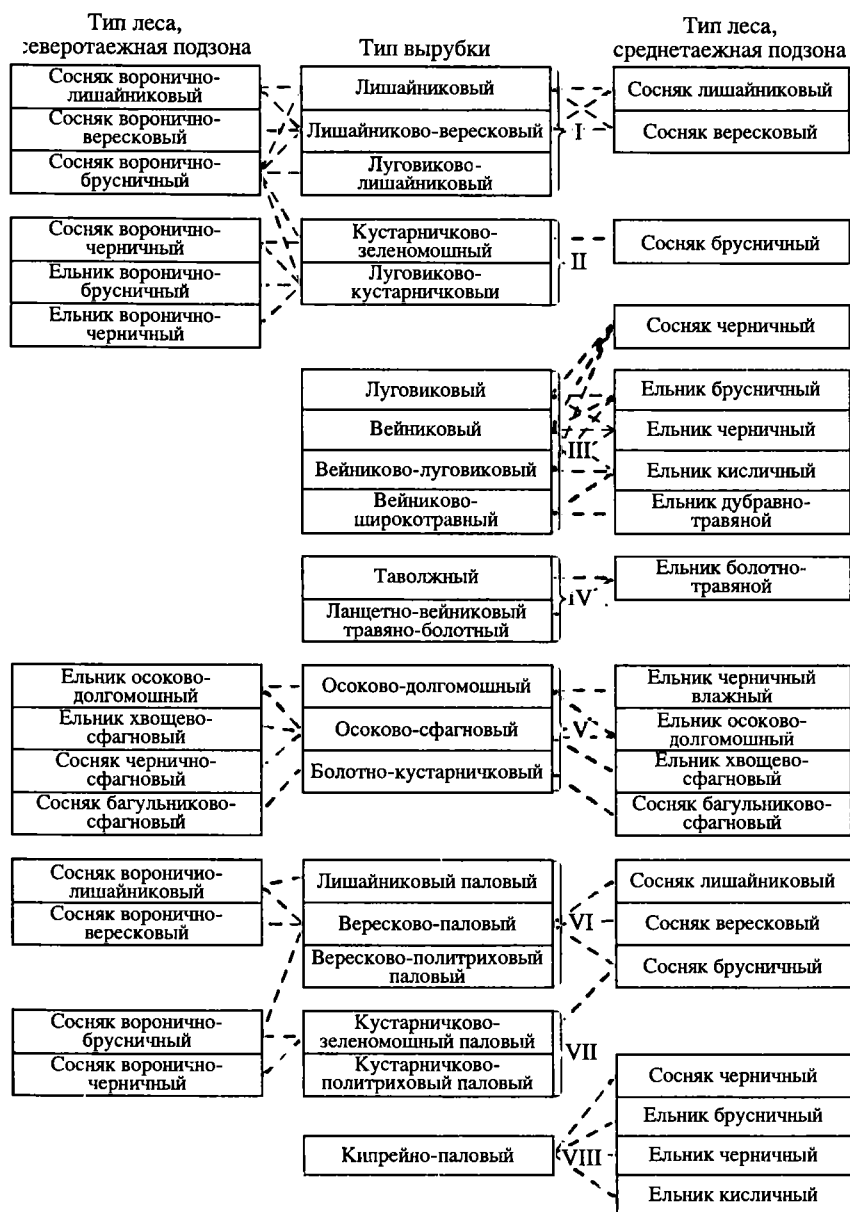


Рис. 19. Типы вырубok Карелии (по Ронконен, 1975).

Группы типов вырубok, сформировавшиеся без воздействия огня: I – кустарничково-лишайниковая, II – кустарничково-зеленомошная, III – злаковая, IV – травяно-болотная, V – мохово-болотная. Группы типов паловых вырубok: VI – вересково-паловая, VII – кустарничково-зеленомошно-паловая, VIII – кипрейно-паловая

Из всего изложенного выше возникает закономерный вопрос: возможно ли создание такой классификации, которая охватила бы стройной системой все возможные реализации лесной растительности в конкретном экотопе?

В настоящее время большое внимание уделяется методу Браун-Бланке и предлагается создать систему, объединяющую все растительные сообщества территории России (Миркин и др., 2000). Одним из ключевых понятий классификационного метода Браун-Бланке являются диагностические виды, как правило, виды с узкой экологической амплитудой или приуроченные к определенной стадии сукцессии (Трасс, 1976; Миркин и др., 2000). Но, как было показано выше, сообщества вырубок сложены, в основе своей, видами с широкой экологической амплитудой (см. гл. 4, 5), а множество видов, создающих разнообразие, заносятся на вырубку случайно или имеют очень локальное или кратковременное распространение и не могут служить диагностирующими. Попытка использовать метод Браун-Бланке для классифицирования 139 описаний растительных сообществ вырубок средней тайги привела к выделению из общего массива лишайниковых и сфагновых сообществ независимо от типа бывшего сообщества, т.е. независимо от коренных лесорастительных условий, выдав кратковременную ксерофитизацию или гигрофитизацию растительности вследствие катастрофического ее разрушения, за устойчивый признак сообщества. Собственно групп дифференциальных видов выделить не удалось. К примеру, вереск группируется с брусникой и лишайниками из рода *Cladonia* на вырубках сосняков брусничных и лишайниковых, с *Polytrichum juniperinum* и *Chamaenerion angustifolium* – на пожарищах. Последний группируется с *Filipendula ulmaria*, *Avenella flexuosa*, *Calluna vulgaris* и т.д. По 1–2 видам удалось обозначить группу растительных сообществ пожарищ по присутствию *Polytrichum juniperinum* Hedw., группирующемуся с *Calluna vulgaris*. По высокому обилию лишайников из рода *Cladonia* – группу вырубок сосняков на бедных сухих почвах. По сфагновым мхам, группирующимся с *Salix caprea*, *Equisetum sylvaticum* и *Polytrichum commune* – сообщества заболоченных участков. Кроме этого, выделились таволговые вырубки и неморально-травные по группе *Aegopodium podagraria* – *Deschampsia cespitosa*. Из 139 описаний продифференцировались по указанным группам лишь 53. Из 160 видов, отмеченных в описаниях, только 11 проявили экологическую специализацию. Большинство видов присутствовали только в отдельных описаниях или, наоборот, как *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Vaccinium vitis-idaea* и др., были отмечены в большинстве сообществ. Видовой состав растительных со-

обществ начальных стадий лесовосстановления очень изменчив (см. гл. 4 и 5), что препятствует применению флористических методов классифицирования описаний растительных сообществ. А выделенные группы совпали с выделяемыми доминантным способом синтаксонами.

В типологии, разработанной сотрудниками СПбНИИЛХа (Определитель ..., 1978; Федорчук, 1985), проблема объединения стадий восстановления леса в единой классификации решается приданием типологической единице серии (семейству) типов леса ранга основного таксона, который объединяет “участки коренных, короткопроизводных лесов и вырубок на сходных местообитаниях” (стр. 4). Производительность древостоев, охарактеризованная средней высотой и возрастом, связывается с увлажнением и богатством почвы, оцененными по шкалам Л.Г. Раменского. Формализация этих связей методами множественного регрессионного анализа и последующая кластеризация описаний с учетом состава и обилия живого напочвенного покрова позволили разработать определительную таблицу типов леса по простым признакам местообитаний, характеристикам древостоя и дифференциальным видам.

По-настоящему объединить коренные, производные лесные сообщества и вырубки позволяют динамические классификации, история возникновения которых начинается от Ф. Клементса, введшего в фитоценологию в начале XX в. понятие о климаксовых растительных сообществах. Классическая экология (Clements, 1936; Одум, 1975; и др.) растительных сообществ базируется на принципе развития сообщества до стабильного состояния, называемого климаксом – состояние сообщества, при котором в течение длительного времени не наблюдаются нарушения его структуры. Современные взгляды (обзоры: White, 1979; Василевич, 1993) добавили к этой теории понимание того, что естественные нарушения различного масштаба также являются характеристикой природной системы, в том числе и климаксового сообщества. Большинство упомянутых выше лесных типологий в той или иной степени содержат элементы динамической классификации. Особенно это касается типологии производных лесов и вырубок – серийных сообществ, при описании которых указывается тип местообитания, соответствующий типу леса – коренной ассоциации. Среди разработок, представляющих тип леса в процессе развития, наиболее известна в России динамическая (генетическая – по Б.П. Колесникову) классификация Б.П. Колесникова (1967), разработке которой предшествовало появление классификации Б.А. Ивашкевича (1916) для дальневосточных лесов. Тип леса он определяет как “этап (или звено) лесообразователь-

ного (биогеоценотического, эволюционного) процесса, протекающего в границах некоторого типа лесорастительных условий (типа экотопа) и на территории определенного лесорастительного (физико-географического) региона, за отрезок времени, равный продолжительности жизни хотя бы одного поколения лесообразующей древесной породы” (Колесников, 1974. Стр. 8). Тип леса объединяет все стадии восстановления леса. Таким образом, кроме пространственного элемента в характеристику типа леса вводится временной аспект. Б.П. Колесников и его ученики и последователи разработали классификацию лесов для регионов Урала и Сибири (Зубарева, 1970; Махонин, Смолоногов, 1976 и др.), а также других регионов бывшего СССР. Конкретное определение типа леса основывалось на составе древостоя, характере естественного возобновления, бонитете насаждения. Вспомогательным признаком являлся состав нижних ярусов (Колесников и др., 1961). Не менее важным является то, что учитывается антропогенное влияние (Зубарева и др., 1983). Большое значение для распространения динамического подхода в лесной типологии имели работы И.С. Мелехова и его учеников. Он предлагал выделять различные этапы развития сообщества, предшествующие образованию леса (типы вырубок, гарей), этапы формирующегося типа леса, этап сложившегося типа леса (в спелом возрасте древостоя). И.С. Мелехов допускал возможность последующего изменения типа леса и перехода его в другой тип, но это скорее исключение, чем правило. Указывая на закономерность переходных состояний, И.С. Мелехов и его последователи подчеркивали высокую прогностическую способность, а значит и практическую значимость такой типологии. С.П. Каразия (1989) предлагает считать все стадии восстановления леса от момента рубки до стадии климакса (субклимакса) одним типом леса, подтверждая свои размышления результатами дискриминантного анализа. Наиболее четкими диагностирующими признаками являлись некоторые виды, форма подстилки, мощность гумусового горизонта, выраженность микрорельефа и др. (Вайтекус, Каразия, 1986). О цикличности изменений лесных биогеоценозов пишет В.Ф. Цветков (2002а, 2004). Ключевым понятием его типологии является тип формирования насаждения – “совокупность лесных площадей, характеризующихся одинаковыми закономерностями лесообразования и развития лесных сообществ, т.е. сходных по срокам наступления, продолжительности прохождения и последовательности смен биоэкологических этапов развития насаждений” (Цветков, 2002б: с. 148). В.Н. Смагин (1985) вводит синтаксономические единицы “цикл типов леса”, объединяющий коренной и производные от него типы леса; “группу типов леса”, объединяющую экогенети-

чески близкие типы леса одной преобладающей древесной породы; “серию типов леса”, объединяющих коренные типы леса и их циклы, отличающиеся по составу древостоя, но сходные по напочвенному покрову.

Для северо-запада России динамическая классификация растительных сообществ разработана учеными С.-Петербургского университета во главе с В.С. Ипатовым (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992; Герасименко, 2001). В качестве элементарной классификационной единицы принимается ассоциация, по своему объему и пониманию близкая к пониманию таковой В.Н. Сукачевым, но, помимо эдификаторов и признаков местообитаний, учитывающая положение в динамических рядах. Для удобства полевых работ и предварительной обработки материала вводится оперативная единица – социация, объединяющая фитоценозы, близкие по вертикальному и горизонтальному строению, составу доминантов и субдоминантов во всех ярусах. Ассоциации объединяются в циклы: сезонный и флуктуационный, если наблюдаются соответственно сезонные и флуктуационные изменения сообществ. Ассоциации в циклах или вне их организуются в динамические ряды ассоциаций, которые сходятся к биотопической системе ассоциаций (БСА) – одной из ключевых единиц классификации. К одной БСА принадлежат ассоциации с одинаковым эдификатором или эдификаторами (независимо от возраста и состояния) в сходных экотопах. БСА, объединенные одним экотопическим климаксом, сходятся в экотопическую систему ассоциаций (ЭСА) – высшую классификационную единицу. ЭСА представлена одной БСА, если в динамических рядах не происходит смены эдификаторов. Таким образом, суть классификации заключается в том, чтобы расположить ассоциацию (основную единицу классификации) в системе динамических рядов, сходящихся к экотопическому климаксу. Под экотопическим климаксом В.С. Ипатов (1990, с. 1384) понимает “совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры данного региона в данном экотопе при условии относительной стабильности последнего. ... состояние максимального соответствия растительности со средой. ... является заключительной стадией развития в данном экотопе”. Поскольку экотопический климакс изменчив в силу постоянно идущих процессов в сообществе (сезонные, флуктуационные, частичные разрушения и следующие за ними восстановления сообщества), В.С. Ипатов добавляет такие классификационные единицы, как климаксовый цикл ассоциаций и экотопическую деструкционную систему ассоциаций, напрямую входящих в ЭСА.

Для построения продуманной стройной системы, или, как ее еще называют, естественной классификации, необходимы глубо-

кие знания об условиях экотопа, строении сообщества и его положении в сукцессионном ряду, его сезонных изменениях и ряде других характеристик. Трудно представить “естественную” классификацию лесов большого региона, построенную исследователем, слабо знакомым с объектами. В то же время в своей работе фитоценологам часто приходится сталкиваться с проблемой классифицирования какого-либо количества описаний. Для этого можно использовать уже разработанную классификацию, группируя описания по типам леса, или применять математические методы. Выбор метода (Василевич, 1971) в данном случае зависит от характера объектов, качества и количества описаний, предпочтений исследователя. Наиболее просты методы классификации описаний, основанные на использовании различных показателей сходства и различия. В геоботанике чаще применяют коэффициент Сьеренсена-Чекановского или коэффициент Жаккара, которые дают сходные, но неодинаковые результаты. Признаками, по которым оценивают сходство фитоценозов, являются в этом случае отсутствие или присутствие видов. Первый этап классификации – это определение сходства каждой пары описаний, далее необходимо провести их группирование. Наиболее распространен в геоботанике метод дендрита, подробно описанный в работах В.И. Василевича (1969), В.М. Шмидта (1984) и др. Суть его заключается в построении разветвленных непересекающихся цепочек описаний. На получаемых в результате рисунках, как правило, хорошо выделяются группы сходных описаний. Этот способ группирования объектов является частным случаем кластерного анализа – метода, широко представленного в специальных компьютерных статистических пакетах. Суть кластерного анализа состоит в объединении объектов (описаний растительных сообществ) в достаточно большие кластеры, используя некоторую меру сходства или расстояние между объектами (Кафанов и др., 2004). Типичным результатом такой кластеризации является иерархическое дерево. В качестве мер сходства, из всего разнообразия предлагаемых в программах, принято использовать Евклидово расстояние (геометрическое расстояние в многомерном пространстве) или его квадрат. В отличие от мер сходства Жаккара и Сьеренсена этот подход позволяет использовать не просто присутствие-отсутствие видов, но и данные по их обилию. Получаемая в результате матрица коэффициентов сходства объектов (расстояний) в n -мерном пространстве (n – количество видов во всех описаниях) уже представляет возможность собственно группировки объектов по тому или иному методу, выбранному исследователем. В методе ближайшего соседа (одиночной связи) расстояние между двумя кластерами определяется расстоянием между двумя

наиболее близкими объектами (ближайшими соседями) в различных кластерах. Часто более наглядными являются результаты кластеризации по методу полной связи (метод наиболее удаленных соседей). В этом методе расстояния между кластерами определяются наибольшим расстоянием между любыми двумя объектами в различных кластерах (т.е. “наиболее удаленными соседями”). Также кластеризацию можно проводить методами невзвешенного попарного среднего, взвешенного попарного среднего, Уарда (Ward) и другие. Метод Уарда отличается от всех других, так как для оценки расстояний между кластерами в нем используется алгоритм дисперсионного анализа. Применяемая в нем минимизация суммы квадратов для любых двух (гипотетических) кластеров, формируемых на каждом шаге, особенно эффективна, если необходимо разбить все описания на группы малого размера.

При использовании математических методов группирование производится обычно по признаку состава и обилия видов напочвенного покрова или каким-либо другим количественным признакам. Характеристики древесного яруса и условия местообитаний учитываются при анализе полученных групп и определении их таксономического ранга. Математические методы классификации растительных сообществ требуют, как указывалось выше, высокой степени организации данных, применяются, как правило, при обработке больших объемов информации и являются первой ступенью к выработке гипотезы, построению различного рода моделей, предназначенных для решения задач генезиса растительных сообществ, оценки тех или иных воздействий на экосистемы и прогнозирования их развития. Попытку применения математических методов для классификации растительных сообществ вырубок Новгородской области предприняли А.Н. Демидова и О.В. Жуковская (2003). Полученная классификация отличалась от таковой, основанной на доминантном подходе, более крупными кластерами (выделено 7 типов, а по доминантам – 15). Подобная картина получена и нами при применении кластерного анализа при классификации вырубок отдельных районов Карелии. Математическая обработка 139 описаний растительных сообществ вырубок в средней тайге показана на рис. 20. Кластерный анализ (метод Уарда, Эвклидово расстояние) достаточно четко выделил несколько групп по доминирующим видам или по их отсутствию. Его результаты можно интерпретировать следующим образом. Сначала от общего массива отделяется группа злаковых вырубок (I), распадающаяся на вейниковые и вейниково-луговые сообщества. Следующая – достаточно четко выделяемые группы описаний – это вересково-лишайниковые (II) и

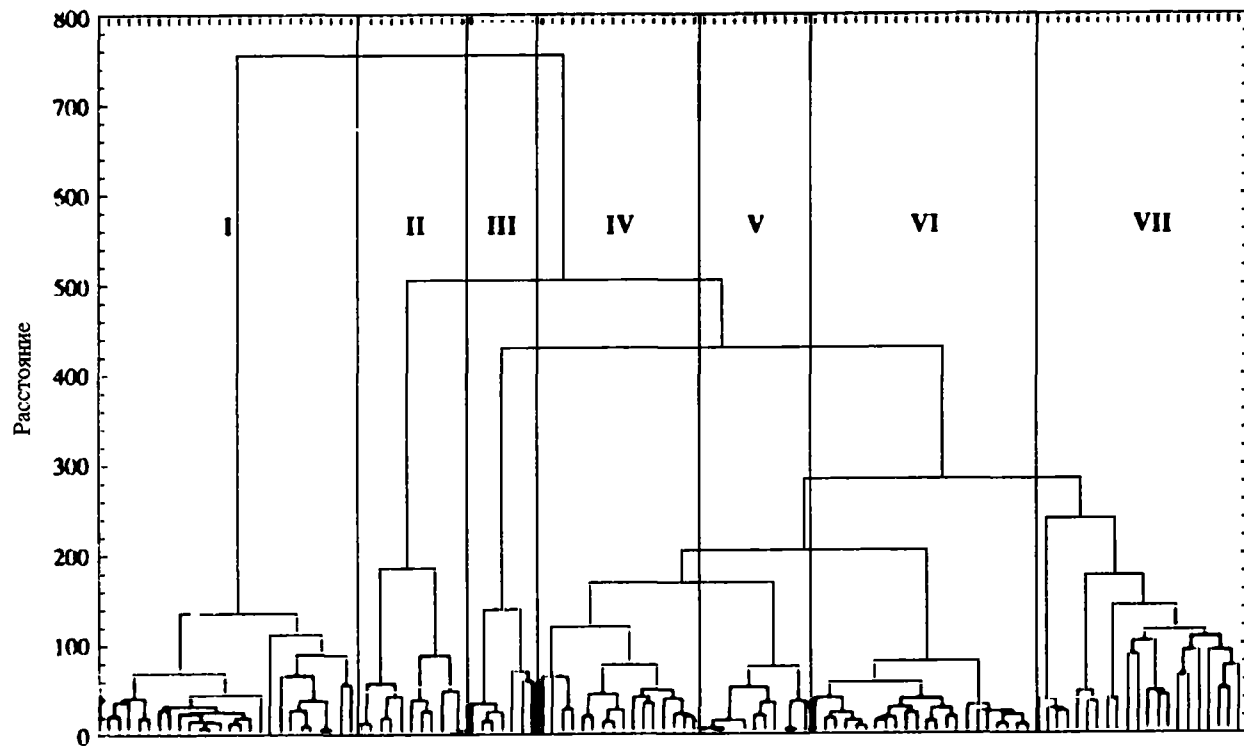


Рис. 20. Классифицирование 139 описаний с помощью кластерного анализа (метод Уарда, Эвклидово расстояние)
Пояснения в тексте

таволговые вырубки (III). В последних выделяются группы с содоминированием осины и березы. Крайний справа кластер (VII) можно интерпретировать как группа разнотравных вырубок, хотя здесь четко выделяются небольшие кластеры вейниково-черничных, луговиковых, таволговых, щучковых, долгомошных, снытевых вырубок. Причиной объединения их в одну группу является, видимо, относительно слабое участие в покрове *Calamagrostis arundinacea* при в целом характерном для вейниковых вырубок наборе видов. Выделяется также достаточно большая группа (IV) брусничных вырубок, распадающаяся на кластеры с содоминированием *Populus tremula*, *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*, лишайников и чисто брусничные мало-видовые вырубки. Выделяется еще один кластер (VI) вейниковых сухих вырубок, бедных по видовому составу, с содоминированием *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*. Выделенные группы в целом не отражают лесорастительные условия, так в одну группу луговиково-вейниковых вырубок попадают участки рубок сосняков и ельников черничных, сосняков брусничных на супесчаных и суглинистых почвах, с давностью рубки от 3–4 до 12–13 лет. Еще менее объяснимым является объединение брусничных вырубок с содоминированием в одном случае *Filipendula ulmaria*, а в другом лишайников рода *Cladonia*. Таким образом, кластерный анализ ничего не добавил к доминантному подходу, но результаты его не строгие и, порой, не объяснимы. Все это указывает на то, что математические методы могут быть использованы либо на предварительной стадии для группирования описаний с целью облегчения их анализа, либо на конечной стадии, когда описания уже сгруппированы по естественным признакам биотопа. В этом случае мы автоматизируем разбиение большого количества описаний на группы, которые, однако, требуют дальнейшего анализа.

Многообразие методов классифицирования лесных сообществ вызвано множеством причин, среди которых большее или меньшее прикладное значение, придаваемое авторами классификации, географическое положение классифицируемых объектов и т.п. В традиции российских (советских) лесоводов и фитоценологов не было жесткого стремления свести все к одному методу, что, безусловно, правильно. Имеющиеся классификации лесов отражали их региональную специфику, с одной стороны, и региональные научные традиции – с другой. Л.П. Рысин (1985) указывал на принципиальную необходимость формирования единого подхода, но указывал на то, что это дело будущего. Гораздо важнее унификация основных понятий лесной типологии (Каразия, 1985): “тип леса”, “тип лесорастительных условий”. Этот вопрос

был одним из основных на лесотипологических совещаниях в Москве (1950 г.) и Красноярске (1973 г.), а также конференции “Современные проблемы лесной типологии” во Львове (1983).

Основной единицей классификации растительности принято считать ассоциацию. Термин был введен в фитоценологию А. Гумбольдтом в 1805 г. (Александрова, 1971), но признание получил значительно позже – после Брюссельского конгресса, состоявшегося в 1910 г. Ассоциация была определена как основная единица классификации растительности и объединяла растительные сообщества “определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией” (Flahault u. Schroter, 1910 цит. по Александрова, 1971). Столь широкая трактовка понятия не смогла предотвратить различия в объеме синтаксона и принципах его выделения, закрепив, однако, за ним статус основной единицы классификации растительности.

А.А. Ниценко (1971) конкретизировал критерии отнесения сообществ к одной ассоциации. Из 10 критериев, как обязательные, им выделены: ярусное сложение, горизонтальное (мозаичное) строение, состав эдификаторов и доминантов, соотношение экологических групп видов. Условия местообитания А.А. Ниценко указывает в числе необязательных, вспомогательных критериев. По В.Н. Сукачеву (1931) ассоциация – это реальная совокупность определенных сообществ, объединенных по признакам состава видов, пространственным распределением растений в сообществе, степенью их развития и условиями произрастания. В.Н. Сукачев (1935) подчеркивал одинаковый характер взаимоотношений между растениями и отношений растений со средой в однотипных фитоценозах. Несмотря на то, что ассоциация является низшей синтаксономической единицей, возможно и целесообразно введение вспомогательной (оперативной) единицы социации или субассоциации (Алехин, 1951; Дохман, 1960; Гельтман, 1971; Ипатов, 1990) для отображения всего разнообразия растительных группировок на вырубках. Социация отражает антропогенные изменения, сукцессионные стадии, мезорельеф, изменчивость видового состава и называется по доминантам растительного сообщества. Ассоциация, применительно к вырубкам в представленном исследовании, объединяет растительные сообщества по признакам 1) лесорастительных условий (типа леса); 2) изменения почвенных условий (влажности) после рубки; 3) состава характерных видов. Первый признак реализуется положением сообщества в ряду восстановления определенного типа леса (“по вертикали”). Второй – размещением растительного сообщества в ряду влажности (“по горизонтали”) на вырубке. Третий признак отра-

жается в названии ассоциации и не всегда указывает на доминирующие виды, а скорее на индикаторы сформировавшихся условий и является прямым следствием первых двух.

Тип леса. Под типом леса понимают 1) тип лесорастительных условий (Остапенко, Пастернак, 1985), называя также эдафотопом (Федец, 1985); 2) совокупность лесных биогеоценозов в пределах однотипных лесорастительных условий (Рысин, 1985) или иначе все стадии развития леса от вырубки до климакса в пределах однотипных лесорастительных условий (Буш, 1985; Манько, 2004; и др.); 3) синоним растительной ассоциации применительно к лесу (Сукачев, 1931). Принимая ассоциацию за основную единицу классификации лесной растительности, за типом леса лучше оставить объем лесорастительных условий, характеризующихся экотопическим климаксом. Тогда в него входят растительные ассоциации восстановительного ряда (возрастная динамика) и растительные ассоциации, отображающие пространственное разнообразие производных сообществ в пределах экотопа.

6.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ВЫРУБОК КАРЕЛИИ

М.Л. Раменская (1958), отмечая специфику сообществ вырубок, все же частично включала их в свою классификацию лугов. Действительно, одним из вариантов классификации растительности вырубок может быть отнесение их к лугам (мезофильная травянистая растительность), кустарничковым и лишайниковым пустошам. С.А. Дыренков (1967) так и писал “луговой биогеоценоз вырубки”. Но в этом случае надо ставить вопрос таким образом – отличаются ли вырубки от лугов? Вырубка – кратковременная (по сравнению с периодом восстановления леса до климакса) стадия, специфика которой заключается в остаточном влиянии вырубленных деревьев, а также в особенности почвенных процессов (Морозова, 1964; Федорец, 1983 и др.). Луга (суходольные) в подзоне средней тайги могут существовать только при условии периодического внешнего воздействия (преимущественно антропогенного), направленного на уничтожение древесной растительности, в то время как на вырубке деятельность человека направлена, наоборот, на восстановление и ускоренный рост древесных пород. В связи с этим возникает еще один вопрос: является ли вырубка сообществом только травянистых растений? Кроме травянистых здесь присутствуют в разной степени, но всегда в значительном количестве, древесные виды, роль которых в сообществе с каждым годом возрастает. Таким образом, вырубка отличается от луга остаточным влиянием вырубленных деревьев и значительным участием естественного и искусственного возобновления древес-

ных пород и логичным является создание самостоятельной классификации вырубок. Единственным для Карелии пока вариантом специальной классификации является система И.С. Мелехова (1959б), уточненная для Карелии В.С. Вороновой (1964) и Н.И. Ронконен (1975). Согласно взглядам И.С. Мелехова, тип вырубки – это тип местообитания, диагностирующийся по комплексу лесорастительных условий, в первую очередь, по признакам растительности, которая закономерно связана с предшествующим рубке типом леса. Такая классификация, безусловно, имеет большое хозяйственное значение. В то же время тип вырубки не совпадает по объему с растительной ассоциацией – основной единицей классификации фитоценозов, и этот момент требует уточнения, а сама классификация – дополнения, так как проведенные маршрутные исследования вырубок показали наличие растительных сообществ, не отраженных в существующей схеме (см. рис. 19).

И.С. Мелехов называет свой подход динамическим, но не соблюдает одно из основных правил динамической классификации. Фактически одни и те же типы вырубок в его классификации расположены одновременно в разных динамических рядах, т.е. в разных экотопах. Внешнее сходство, выраженное в единстве доминантов, а не коренные отличия экотопа, лежат в основе определения типа вырубки. Я.А. Сабан (1976) выразил этот момент так – тип вырубки имеет более широкий экологический диапазон, чем тип леса. Принимая ассоциацию в определении В.Н. Сукачева (1935), необходимо следовать его правилу: “Фитоценозы, объединяемые в ассоциации, будут иметь одинаковый комплекс прямодействующих факторов среды” (стр. 19). Экотоп определяет набор сообществ, сходящихся в своем развитии к климаксу (коренному типу леса). В результате серьезных нарушений условий среды (например изменение уровня грунтовых вод) возможна смена направления развития сообщества, но не расширение экологических условий, определяющих несколько направлений. В данном случае чисто физиономический подход (определение по доминанту) выдается за динамический. Упрощения, объясняемые И.С. Мелеховым и его последователями необходимостью создания рекомендаций производству для планирования лесохозяйственных мероприятий, на самом деле, могут привести к серьезным ошибкам. На начальных стадиях, когда необходимо проводить агротехнические мероприятия по ограничению травянистой растительности, действительно, важен, в первую очередь, состав доминантов растительного сообщества. Но далее развития сообществ в различных экотопах будут коренным образом отличаться и будут различными лесоводственные мероприятия. Также важно правильно принять решение о виде древесных растений, вводи-

мых в культуру, а это напрямую зависит от условий экотопа, а не от состава травянистых многолетников с широкой экологической амплитудой, способных доминировать в разнообразных условиях. Поэтому необходимо внести некоторые изменения в типологию И.С. Мелехова, расширив ее за счет новых сообществ, образующихся на вырубках производных (вторичных) сообществ, а также разделив ассоциации, близкие по составу доминантов и характерных видов, по принадлежности к восстановительным рядам, замыкающимся на соответствующий тип (коренной) леса.

6.2.1. Пространственная дифференциация растительных сообществ вырубок

Пространственную неоднородность растительности вырубок можно разделить на две составляющие, отличающиеся размерами выделов. Первая – это, собственно, разнообразие сообществ на определенной территории, а вторая – мозаичность сообществ.

Высокое разнообразие растительных вырубок на уровне сообществ можно продемонстрировать их описаниями на территории, расположенной в Водлозерском ландшафтном районе. Здесь на 3–5-летних вырубках на площади, не превышающей 12 км², образовались сообщества с доминированием березы (*Betula pubescens*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), вейников лесного (*Calamagrostis arundinacea*) и наземного (*C. epigeios*), иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*), луговика извилистого (*Avenella flexuosa*), малины (*Rubus idaeus*), осины (*Populus tremula*), осоки буроватой (*Carex brunnescens*), таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*). Разнообразие сообществ вырубок определялось, в первую очередь, варьированием рельефа и почв (влажность и богатство). Так, среди вырубок с доминированием *Avenella flexuosa* на южных склонах небольших возвышенностей образуются сообщества с доминированием *Vaccinium vitis-idaea* и *Chamaenerion angustifolium*. Такой “северный” вариант вырубки обусловлен сухостью почвы. На влажных местообитаниях образуются сообщества с доминированием осок (*Carex brunnescens* и *C. canescens*) и достаточно высоким обилием сфагнумов. Кроме почвенных условий и рельефа имеет значение состав бывшего леса. Присутствие осины в вырубленном насаждении обуславливает ее доминирование за счет быстрого развития корневых отпрысков с первых лет восстановления растительности после рубки, в то время как в других условиях древесные начинают доминировать, как правило, с 6–7 лет и позже. Более подробно разнообразие сообществ вырубок будет обсуждаться в разделе, посвященном их классифика-

ции, здесь же будет продемонстрировано варьирование структуры напочвенного покрова в пределах одной вырубки.

Состав и структура растительного сообщества достаточно сильно варьирует и в пределах одной вырубки. Микроклимат вырубок существенно отличается от такового в лесу (Пятецкий, Морозова, 1962), но, главным образом, более резкими колебаниями всех параметров (температурного режима, влажности, освещенности) и сильно варьирует в пределах вырубки в зависимости от рельефа, механического состава почв и др. факторов (Смолоногов, 1960; Нилов, 1967а). Все вместе они создают сложную мозаику растительного покрова. Показательным может быть изменение растительного сообщества на протяженности около 100 м, где в основании небольшого склона и у края леса во влажных условиях в травянистом ярусе доминирует осока (*Carex brunnescens*), а покрытие сфагнумов достигает 80% (табл. 39, фр. 1). Чуть выше по склону покрытие сфагнумов снижается до 10% и усиливается влияние злаков и иван-чая (см. табл. 39, фр. 2). Еще выше по склону влажность почвы снижается до уровня, когда сфагнум исчезает, а в травянистом ярусе преобладают уже иван-чай и луговик извилистый – типичное сообщество вырубок в данном районе (см. табл. 39, фр. 3). Еще выше сухость верхних горизонтов почвы не позволяет восстановиться растительности после нарушения (см. табл. 39, фр. 4) и здесь присутствуют только отдельные растения луговика и иван-чая и некоторых других видов (общее покрытие 5%). Далее у дороги на месте свалки порубочных остатков образовалось сообщество с преобладанием малины (см. табл. 39, фр. 5) – достаточно редкое в условиях Карелии явление.

В качестве еще одного примера можно привести участок двухлетней вырубки ельника черничного площадью около 1 га у южной границы Карелии в Шелтозерском ландшафтном районе, где чередование небольших повышений и понижений мезорельефа в сочетании с антропогенным влиянием (места свалки порубочных остатков, погрузочная площадка, колеи) и влиянием бывшего древостоя (пни разных пород) сформировали сообщество с доминированием на разных участках вейников (*Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*, *C. phragmitoides*), *Avenella flexuosa*, ситников (*Juncus effusus*, *J. filiformis*), осок (*Carex canescens*, *C. globularis*, *C. pallescens*), *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Salix phylicifolia*. Кроме этого, на участке в понижении образовалась непересыхающая лужа, размером около 50 м², с прибрежно-водными и водными растениями.

Представленные изменения структуры сообщества вырубки не уникальны и наблюдаются повсеместно. Даже на вырубках с

Таблица 39

Изменение состава и обилия видов растительных сообществ вырубki ельника черничного в зависимости от расположения на склоне

Виды	Проективное покрытие вида по фрагментам, %				
	Фр. 1 – основа- ние склона	Фр. 2 – нижняя часть склона	Фр. 3 – верхняя часть склона	Фр. 4 – возвы- шенная часть выруб- ки	Фр. 5 – участок у доро- ги, мес- то свал- ки по- рубоч- ных остат- ков
<i>Avenella flexuosa</i>	2	10	30	3	2
<i>Betula pubescens</i>	–	5	5	–	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	–	5	–	–	–
<i>Carex brunnescens</i>	40	60	5	–	–
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	15	20	15	2	5
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	1	1	–	–	–
<i>Epilobium palustre</i>	2	1	–	–	–
<i>Equisetum sylvaticum</i>	3	2	1	–	1
<i>Eriophorum vaginatum</i>	1	1	–	–	–
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	2	–	–	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	–	–	–	–
<i>Linnaea borealis</i>	3	1	1	–	–
<i>Luzula pilosa</i>	–	2	3	1	1
<i>Melampyrum pratense</i>	–	5	–	–	–
<i>Oxalis acetosella</i>	–	2	5	–	–
<i>Picea abies</i>	2	–	–	1	–
<i>Rosa majalis</i>	5	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	3	–	1	–	–
<i>R. Idaeus</i>	–	1	5	–	60
<i>R. saxatilis</i>	3	–	1	1	–
<i>Salix caprea</i>	–	–	–	–	1
<i>S. phylicifolia</i>	–	2	–	–	–
<i>Solidago virgaurea</i>	2	2	1	–	–
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	5	15	1	5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	–	–	–	–
<i>V. vitis-idaea</i>	1	1	1	–	–
<i>Polytrichum commune</i>	1	–	1	–	–
<i>Sphagnum sp.</i>	80	10	–	–	–
Общее покрытие	90	80	50	7	70
Всего видов сосудистых растений	18	19	14	6	8

ровной горизонтальной поверхностью будут участки, отличающиеся по увлажнению. У кромки леса практически всегда создаются условия или более влажные, или, наоборот, более сухие, чем центральная часть вырубки, что объясняется влиянием деревьев (опушечный эффект) и зависит от механического состава почвы. У дороги в результате уплотнения почвы и нарушения естественного стока очень часто происходит вторичное заболачивание территории, в составе сообщества появляются осоки и ситники, которые на этих участках могут даже доминировать. Очень скоро здесь может развиваться сфагновый покров.

Также сильно влияет на структуру напочвенного покрова предшествующая огневая очистка (Орфанитский, 1959). На вырубке на протяжении многих лет всегда хорошо различимы места складирования порубочных остатков, особенно если они сжигались. Воздействие огня радикальным образом меняет химизм почвы, значительно снижая ее кислотность в верхних горизонтах и увеличивая в разы содержания фосфора, калия и кальция (Егорова, Куликова, 1962).

Мозаичность напочвенного покрова создается механической обработкой почвы (Непогодьева, 1971). На так называемых технологических участках вырубков (колея, погрузочная площадка и т.п.) снижается плодородие почвы (Лаптева и др., 2003) или даже полностью уничтожается ее верхний слой (Марьин, 1961). На суглинках происходит заболачивание колеи с развитием сфагновых мхов, образованием участков с доминированием видов *Juncus* и *Carex*. Изменения почвенных условий, вызванные механизмами, работающими на вырубке, столь сильны, что сказываются впоследствии и на структуре древесного яруса (Паутов, Ильчуков, 2001).

Лесное сообщество и его травяно-кустарничковый ярус обычно также неоднородны (Дылис и др., 1964; Дыренков, 1984; Шугалей и др., 1984; Крышень 1998; и др.), особенно если древесный ярус представлен разными породами или имеются окна в пологе, ветровал и т.п. В первые годы после рубки эта неоднородность создает фрагментарность растительного покрова на вырубке. Особого внимания заслуживает остаточное влияние древесных пород на состав и обилие видов напочвенного покрова. Речь в данном случае идет не только о поросли осины и березы, которая очень быстро развивается в местах произрастания этих пород в бывшем лесу. Травянистые растения также обнаруживают связь с бывшими древесными породами. Очень ярко это проявляется у луговика (*Avenella flexuosa*), концентрирующегося в первый год у пней осины, отсюда он начинает разрастаться по всей вырубке. И это не удивительно. Во вторичных (производных) лесах злаки в

напочвенном покрове обильны именно в местах произрастания лиственных пород. Кустарнички на вырубках, наоборот, “ищут убежище” у пней хвойных пород, где сохраняются между корневыми лапами и на приствольном возвышении. Причиной отсутствия или невысокого обилия в этих местах злаков является, по-видимому, особый режим увлажнения и химизм субстрата. Эти закономерности развития напочвенного покрова после рубки еще раз подтверждают важнейшее свойство фитогенного поля – его “бесконечность” (Уранов, 1965; Крышень, 2000), но уже не только в пространстве, но и во времени.

Таким образом, антропогенное влияние (применение различной техники, химикатов, а также создание участков различного назначения: от складирования древесины до мест сжигания порубочных остатков) накладывается на естественное варьирование растительности, создавая тем самым сложную мозаику растительного покрова различной размерности.

6.2.2. Временная дифференциация растительных сообществ вырубок

Пространственная неоднородность растительного покрова вырубок сочетается с сильной изменчивостью сообщества во времени, что еще более усложняет отнесение вырубки к той или иной группе в классификационной схеме И.С. Мелехова. Динамичность процессов, происходящих в сообществе, хорошо иллюстрируется данными ежегодных наблюдений на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных на шести расположенных вблизи друг к другу вырубках в Кондопожском ландшафтном районе Карелии (см. гл. 5).

Растительные сообщества вырубок Карелии существуют недолго – до смыкания крон лиственных пород проходит не более 7–10 лет на юге и до 15 лет на севере. Возможно ли выделение стадий сукцессии в столь краткий период развития сообщества? Оказалось, что по составу и обилию травянистых растений выделение стадий сукцессий затруднено, т.к. изменения были постепенными или, наоборот, резкими, но разнонаправленными. В то же время древесные породы оказались именно тем формальным признаком (табл. 37), по которому достаточно четко выделяются три стадии сукцессии. В лесоводственной практике фазы (этапы) развития лесного сообщества определяют именно по состоянию древесного яруса. Г.Ф. Морозов (1912) и И.С. Мелехов (1980) выделяли семь стадий: молодняк, чаща (только Г.Ф. Морозов), жердняк, средневозрастный (только И.С. Мелехов), приспевающий, спелый и перестойный. Вырубка не отнесена к лесному эта-

пу и не отражена в классификации этапов развития лесного насаждения. В то же время в лесовосстановлении выделяются и фазы развития культур и естественного возобновления на вырубках. Различные авторы (Ткаченко, 1952; Огиевский, Хиров, 1957; Маслаков, Колесников, 1968; Корконосова, Кожухов, 1972; Бойченко, 1989) также выделяют до трех стадий, отличающихся состоянием древесных пород, что по нашим данным согласуется с изменениями, происходящими в сообществе (см. также Маслаков, Колесников, 1968; Бойченко, 1989).

Выделенные этапы можно охарактеризовать следующим образом. На первой стадии структуру сообщества в значительной степени определяют: состав бывшего насаждения, расположение участка в рельефе, удаленность его от края леса, почвенные условия, окружающая растительность. Эти факторы регулируют поступление и прорастание зачатков растений. Разнообразие элементарных местообитаний и отсутствие острой конкуренции (еще много свободного пространства) обеспечивают на этой стадии возможность большому количеству видов закрепиться в сообществе. Древесные породы, распространяющиеся семенами, находятся на стадии всходов и практически не влияют на структуру сообщества, корнеотпрысковые (осина) также еще не проявляют своего преимущества. Лесные культуры, если есть, находятся в стадии приживания и также практически не оказывают влияния на структуру напочвенного покрова.

Вторая стадия сукцессии начинается со 2–3-го года, когда на большей части вырубки общее проективное покрытие достигает 80–100%, а процессы регуляции численности и состава сообщества проходят в значительной степени под контролем внутренних факторов. Постепенно формируется сообщество с 3–4 доминантами. В средней тайге это, как правило, вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*) и иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), а также луговик (*Avenella flexuosa*) и (или) полевица (*Agrostis tenuis*), иногда осоки (*Carex brunnescens*, *C. cinerea*, *C. globularis*), кустарнички или виды разнотравья (в зависимости от условий местопроизрастания), в северной тайге – кустарнички. Древесные породы, за исключением подроста, оставленного на вырубке, находятся в пространстве травянистого яруса, и если и превышают его, то незначительно. Иными словами, их влияние на структуру сообщества принципиально не отличается от влияния травянистых растений.

Как правило, к 6-му (в условиях средней тайги) году многие древесные породы (см. табл. 37) выходят из пространства травянистого яруса, кроны их разрастаются, что, возможно, является одной из причин ослабления влияния злаков и влечет за собой не-

которое увеличение доли разнотравья. Далее с формированием древостоя продолжается выравнивание условий среды. Влияние древесных растений усиливается настолько, что внедрение новых видов становится практически невозможным, но пока еще не происходит и выпадения видов из сообщества. Третья стадия может быть охарактеризована как переходная – сформированный древесный ярус еще не вызвал серьезных изменений в составе и обилии видов травяно-кустарничкового яруса. При смыкании крон древесных пород влажность почвы приближается к той, что была в лесу до рубки (Пятецкий, 1961), что, безусловно, также отражается на структуре напочвенного покрова и подтверждает справедливость выделения стадии сукцессии.

Иллюстрацией процессов, происходящих на вырубке, может служить пример развития сообщества вейниковой вырубке ельника черничного на буроземе среднемошном вторично-дерновом супесчаном на элювии коренных пород. Ограниченные разрешенные размеры вырубок и сроки примыкания (Правила..., 1995) редко, но дают возможность воссоздать временной ряд, если рубка проводилась на достаточно однородной территории. Сообщество до рубки кратко можно описать следующим образом: I ярус E6C2B2Oс, возраст 200 лет, высота 24 м, диаметр 28 см. Полнота 1. II ярус: E10, высота 18 м, диаметр 12 см. Напочвенный покров – общее покрытие 60%: *Pleurozium schreberi* 15%, *Avenella flexuosa* 20%, *Calamagrostis arundinacea* 20%, *Convallaria majalis* 10%, *Hieracium* sp. 1%, *Maianthemum bifolium* 2%, *Melampyrum pratense* 3%, *Rubus saxatilis* 3%, *Solidago virgaurea* 1%, *Vaccinium myrtillus* 20%, *V. vitis-idaea* 2%.

В первый год после рубки общее покрытие на вырубке не превышает 40%. В напочвенном покрове *Angelica sylvestris* (1%), *Avenella flexuosa* (15%), *Betula* sp. (1%), *Calamagrostis arundinacea* (20%), *Chamaenerion angustifolium* (1%), *Convallaria majalis* (2%), *Dryopteris expansa* (1%), *Geranium sylvaticum* (1%), *Lamium album* (1%), *Luzula pilosa* (3%), *Melampyrum pratense* (10%), *Populus tremula* (7%), *Rubus saxatilis* (2%), *Solidago virgaurea* (1%), *Sorbus aucuparia* (2%), *Vaccinium myrtillus* (2%), *V. vitis-idaea* (1%). Очень хорошо прослеживается влияние состава бывшего древостоя на структуру сообщества вырубке: вблизи пней осины уже в первый год доминирует ее поросль, *Calamagrostis arundinacea* уже плодоносит, а общее покрытие превышает 50%. В то время как среди пней только ели доминирует *Avenella flexuosa* и общее покрытие не превышает 10%. Через 2 года (2 стадия) общее покрытие превышает 80%, содоминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Avenella flexuosa* и *Chamaenerion angustifolium*, последний развивается на валах гниющих порубочных остатков, создавая четко заметные

полосы. Через 12 лет высота осины и березы достигает 6 м, в напочвенном покрове при еще достаточно высоком обилии вейника и луговика (по 15%) к доминантам присоединяются *Melampyrum pratense* (25%), *Vaccinium myrtillus* (15%), *V. vitis-idaea* (15%). Кроме этого произрастают *Angelica sylvestris* (3%), *Convallaria majalis* (1%), *Geranium sylvaticum* (2%), *Maianthemum bifolium* (2%), *Rubus saxatilis* (2%), *Solidago virgaurea* (5%), *Trientalis europaea* (2%). Древесный полог сформирован осиной (сомкнутость 30%), березой (20%) и рябиной. Под ними произрастают ель (5% покрытия, культуры) и сосна.

Этот пример хорошо иллюстрирует не только динамичность процессов и стадии зарастания вырубки, но и некоторые моменты формирования пространственной неоднородности растительного покрова после уничтожения древесного яруса.

6.2.3. Классификация растительных сообществ вырубок Карелии

В предыдущих разделах были продемонстрированы пространственная и временная изменчивости растительных сообществ вырубок. Как классифицировать такие сообщества? Типология И.С. Мелехова, безусловно, имеет свои преимущества, она отвечает целям лесного хозяйства, достаточно хорошо структурирована, включает в себя некоторые элементы динамики и позволяет прогнозировать, в определенных пределах, развитие сообщества. Если развивать это направление, то, как уже отмечалось, требуется некоторое уточнение и дополнение классификации вырубок Карелии, выполненной В.С. Вороновой (1964) и Н.И. Ронконен (1975). Необходимость уточнения классификации вызвана тем, что в настоящее время в рубку идут вторичные сообщества со значительной примесью лиственных пород, и развитие растительности на таких вырубках имеет некоторые особенности. По И.С. Мелехову тип леса – это тип лесорастительных условий, описываемый соответствующим климаксовым сообществом. Рубка климаксовых или близких к ним по строению сообществ приводит к образованию ограниченного набора сообществ вырубок. Типология вырубок И.С. Мелехова основана на положении о том, что растительное сообщество, формирующееся после рубки леса, так же в полной мере характеризует лесорастительные условия (Мелехов, 1959б; Маслаков, Колесников, 1968), как и предшествующее ему лесное сообщество. Как уже отмечалось ранее, основным противоречием типологии вырубок И.С. Мелехова динамическому подходу является образование одного типа вырубки в различных типах лесорастительных условий. В основе динами-

ческих классификаций лежит понятие климакса, определяемого экотопом (один экотоп – один климакс или один коренной тип леса – тип лесорастительных условий, согласно взглядам И.С. Мелехова). Выведение одного типа вырубок из разных типов леса фактически отождествляет различные экотопы, что противоречит динамическому принципу классификации лесов и вырубок как стадии их восстановления. Внешнее сходство растительности вырубок, определяемое доминирующим видом, в таком случае ставится выше коренных особенностей экотопа, игнорируются различия видового состава. Основываясь на подходе И.С. Мелехова, В.С. Воронова (1964) выделила типы вырубок, объединив их в группы фактически по условиям почвенной влажности; всего 5 групп типов вырубок: кустарничково-лишайниковая, кустарничково-зеленомошная, злаковая, травяно-болотная, мохово-болотная. Если выделить эти группы типов вырубок в различных типах леса, то получится схема, близкая к предложенной по результатам наших исследований (рис. 21).

При рубке вторичных сообществ набор производных растительных сообществ вырубок значительно расширяется, и чем моложе насаждение, тем шире набор возможных вариантов. Включение в классификационную схему И.С. Мелехова вырубок стадийных сообществ, построение пространственных и временных рядов и циклов и включение их в соответствующий динамический ряд ассоциаций решает проблему как нескольких кратковременных стадий сукцессии, так и мозаичности растительного покрова на вырубке и приближает ее к схеме динамической классификации В.С. Ипатова (1990). Здесь необходимо отметить, что динамическая классификация вырубок сама по себе (размещение растительных сообществ вырубок вне динамических рядов восстановления леса) не может считаться законченной. Но построение таких динамических рядов может идти различными путями – через подробное изучение конкретного типа леса во всех его проявлениях на определенной территории, или через “послойное” изучение стадий восстановления леса в различных лесорастительных условиях с обязательным отнесением описанных сообществ к определенным лесорастительным условиям. В нашем случае реализован второй путь. Представленная классификация вырубок Карелии – это второй этап построения динамической классификации лесов. Первым этапом, несомненно, является определение типов леса (климаксовых сообществ), в пределах которых исследуется разнообразие сообществ, и этот этап концентрированно отражен в табл. 38.

В случае высокого разнообразия вариантов сообществ, образующихся при рубке вторичных лесов, уже трудновыполнимы ре-

Pinus sylvestris–[Cladonia] (Сосняки лишайниковые, Pinetum cladinosum)

Calluna vulgaris–[Cladonia]

[Cladonia]

.

Vaccinium vitis-idaea–[Cladonia]

Pinus sylvestris–Vaccinium vitis-idaea (Сосняк брусничный, Pinetum vacciniosum)

Calluna vulgaris

Vaccinium vitis-idaea–

[Cladonia]

Vaccinium vitis-idaea–Pleurozium schreberi

Avenella flexuosa

Carex cinerea–

[Sphagnum]

Pinus sylvestris–Vaccinium myrtillus (Сосняк черничный, Pinetum myrtillosum)

Calluna vulgaris

Vaccinium myrtillus–Pleurozium schreberi

Calamagrostis arundinacea

Carex cinerea

Picea abies–Vaccinium myrtillus (Ельник черничный, Piceetum myrtillosum)

Avenella flexuosa

Calamagrostis arundinacea

Polytrichum commune

Carex cinerea

Picea abies–Vaccinium myrtillus–[Sphagnum] (Ельник черничный влажный, Piceetum myrtilloso-humidosum)

Avenella flexuosa

Calamagrostis arundinacea

Carex brunnescens

Filipendula ulmaria

Picea abies–Oxalis acetosella (Ельник кисличный, Piceetum oxalidosum)

Calamagrostis arundinacea

Deschampsia cespitosa

Juncus filiformis–Polytrichum commune

Calamagrostis phragmitoides

Picea abies–Aegopodium podagraria (Ельник неморально-травный, Piceetum nemori-herbosum)

Calamagrostis arundinacea

Milium effusum + Aconitum septentrionale

Juncus filiformis + Calamagrostis phragmitoides

Рис. 21. Классификационная схема растительных сообществ вырубок Карелии

комендации И.С. Мелехова о включении в название типа выруб-ки как можно меньшего числа видов. Предложенный В.В. Алехи-ным (1951) и В.С. Ипатовым (1990) вариант формирования назва-ний наиболее информативен, а введение дополнительной опера-тивной единицы (социации) значительно упрощает начальный этап классифицирования описанных сообществ. Основной аргу-мент в пользу “простых”, а точнее “упрощенных” классификаций и названий – это их производственная направленность. Практика показывает, что лесохозяйственные мероприятия не будут сильно отличаться на вырубках в пределах одного типа лесораститель-ных условий, а при написании рекомендаций производству можно использовать традиционный для данного региона способ наимено-вания типов вырубок.

На основании проведенных маршрутных исследований, ана-лиза архивных материалов и многолетних наблюдений за зарас-танием вырубок на постоянных пробных площадях предлагается схема классификации вырубок (см. рис. 21), базирующаяся на сле-дующих основных положениях.

1. Типы вырубок, как и типы леса, характеризуются опреде-ленным ареалом (Зубарева, 1960). Набор растительных сооб-ществ, формирующихся на вырубках Карелии, качественно и ко-личественно закономерно изменяется с севера на юг. Географи-ческие изменения однотипных лесных сообществ убедительно показали А.А. Алехин (1951), П.Н. Львов и Л.Ф. Ипатов (1976), В.С. Ипатов с коллегами (1997), но если даже формально одина-ковые лесные сообщества, расположенные в различных подзо-нах, отличаются составом и структурой, то и вырубки, образовав-шиеся на их месте, будут иметь отличия. В.Г. Чертовской и В.А. Аникеева (1976) продемонстрировали изменение типов вы-рубков с севера на юг (на примере ельника черничного свежего), а также показали распространение типов вырубков по подзонам тайги, отметив, что луговиковые вырубки в южной подзоне гео-графически замещаются вейниковыми. В.И. Обыденников (1976) исследовал ареалы вейниковых вырубков (*Calamagrostis arundi-nacea*, *C. epigeios*, *C. phragmitoides*, *C. obtusata*) и продемонстриро-вал замещение одного вида вейника другими в различных эколо-гических условиях, а также с севера на юг и с запада на восток. Кроме изменения набора растительных сообществ изменяются свойства доминирующих видов. Так, *Calamagrostis arundinacea*, доминирующий в южной тайге на наименее плодородных почвах (Жуковская, 2002), в средней тайге формирует преобладающий тип вырубков на мезотрофных почвах широкого диапазона увлаж-нения, а в северной тайге сообщества с доминированием *Calamagrostis arundinacea* на вырубках встречаются редко в наи-

более богатых условиях. Подобная закономерность свойственна также и другим видам и подтверждает теорию несовпадения фитоценологического и экологического оптимумов видов – сильный конкурент может вытеснить другой вид на края его экологической ниши, заняв оптимальные условия (Austin, 2002). Так, в средней тайге в условиях средних (оптимальных) по увлажнению и богатству почвы *Calamagrostis arundinacea* вытесняет *Avenella flexuosa* на наиболее сухие или, наоборот, влажные местообитания. С продвижением на север конкурентоспособность луговика по отношению к вейнику возрастает и картина меняется на противоположную, а еще далее вейник практически исчезает из состава сообществ, а луговик способен конкурировать с кустарничками только на наиболее плодородных участках. И все же, несмотря на закономерное распределение типов вырубок по широте и длине, ареалы различных типов вырубок отличаются размерами и не могут ограничиваться условными линиями (границами подзон) на картах, поэтому географическая характеристика в построении классификационной схемы для ограниченных по площади территорий не является строгим критерием и может быть использована в качестве вторичного признака.

2. Типы вырубок закономерно связаны с типами леса (лесорастительными условиями), но набор их шире (Синькевич, Шубин, 1969; Санников, 1970), в то же время, внешне схожие вырубки могут образовываться в различных типах леса, а на схожих по почвенным условиям участках могут формироваться различные сообщества (Паршевников, 1972). Выделенные для Карелии типы коренных сообществ (см. табл. 38) закономерно распределяются по градиентам влажности и богатства почвы. Почвы, а соответственно, и типы леса и типы вырубок закономерно распределяются в зависимости от рельефа и четвертичных отложений, т.е. закономерно связаны с типами ландшафтов (Раменская, Шубин, 1975).

3. Набор растительных сообществ закономерно связан с возрастом вырубаемого древостоя (зависит от стадии развития лесного сообщества). В нашем случае эта закономерность проявляется, главным образом, в сообществах средней тайги и заключается в том, что на стадии смешанных древостоев напочвенный покров значительно богаче видами и в нем ведущую роль часто играют злаки. Все это приводит к тому, что растительное сообщество также богаче видами и быстрее достигает максимальной травянистой биомассы, а затем и развития древесного яруса из поросли осины или березы. Кроме этого, как уже отмечалось выше, смешанный древостой до рубки создает мозаику из различных пятен, строение которых зависит от произраставшей в этом месте древесной породы.

4. Структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно изменяется во времени, проходя через 2–3 стадии сукцессии до формирования сомкнутого древесного яруса.

5. Удаление древесного яруса снимает его нивелирующее влияние, и структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно развивается в зависимости от комплекса антропогенных факторов (нарушенность почвенного покрова, лесокультурные работы, мелиорация и т.п.) и природных факторов (рельеф, почвенные условия). Для описания образующихся на рубках небольших по площади или кратковременных стадий развития сообщества удобно использовать вспомогательный синтаксон – социацию.

Далее приводятся описания ассоциаций рубок (см. схему на рис. 21), предваряемые описаниями типов леса, составленные по опубликованным ранее материалам (Яковлев, Воронова, 1959; Казимиров, 1971; Сосновые..., 1974; Зябченко, 1984; Громцев, 1993; 2000; Разнообразие..., 2003), (см. также табл. 38).

Название ассоциаций производится по видам, наиболее точно характеризующим условия местообитаний. Сложность выбора таких видов заключается в том, что основу видового состава сообществ составляют виды с широкой экологической амплитудой. Поэтому указание характерных видов без уточнения принадлежности участка к определенным лесорастительным условиям создаст ситуацию типологии И.С. Мелехова, когда один тип рубки образуется в различных типах леса, что противоречит основным принципам динамического подхода. Поскольку динамическая классификация рубок не имеет смысла сама по себе в отрыве от всего ряда восстановления коренного сообщества, перед названием ассоциации растительных сообществ рубки указывается название коренной ассоциации. Растительные сообщества рубок группируются по лесорастительным условиям. Название социаций, отражающих разнообразие микрогруппировок внутри сообщества, формируются из латинских названий доминантов: первым указывается эдификатор древесного яруса, через тире травяно-кустарничкового и далее – через тире – мохово-лишайникового яруса. Если в ярусе несколько создителей, они объединены знаком "+". В случаях доминирования группы экологически сходных видов лишайников или сфагновых мхов в квадратных скобках указывается соответственно [*Cladonia*] или [*Sphagnum*]. Такая форма записи информативнее, чем предложенная В.Н. Сукачевым, и бывает особенно удобна при работе в поле при предварительном выделении синтаксономических единиц низшего уровня и при формировании компьютерных баз данных,

где латинские названия в именительном падеже позволяют организовать поиск сообществ одновременно по названиям и по произрастающим в сообществах видам.

Вырубки сосняков лишайниковых

Сообщества *Pinus sylvestris* – [*Cladonia*] (Сосняки лишайниковые, *Pinetum cladinosum*) (P.s. – Cl.) занимают крайнее (в сторону уменьшения увлажнения) положение и распространены как в северной (по всей территории, редко в Лоухско-Беломорском районе), так и в средней подзонах тайги, мало отличаясь и занимая в целом не более 3% лесной площади. Произрастают на вершинах и южных склонах озов и камов, а также побережьях крупных озер. Почвы поверхностно-подзолистые песчаные, примитивные слабодифференцированные песчаные на песках разной степени завалуненности или маломощные подбуры на элюво-делювии коренных пород. Состав древостоя 10С. В подлеске редкие (единичные) рябина (*Sorbus aucuparia*) и ива козья (*Salix caprea*). Травяно-кустарничковый ярус развит очень слабо, обычны кустарнички *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Ledum palustre*. В эту группу включен также сосняк воронично-лишайниковый (Яковлев, Воронова, 1959) с участием кустарничков *Empetrum nigrum* s.l. и *Calluna vulgaris* в напочвенном покрове. Тип леса *Pinus sylvestris* – [*Cladonia*] в целом соответствует группе ассоциаций *Pineta cladinoso*, выделенной Л.П. Рысиным (1975), но из всего набора ограничивается в Карелии ассоциациями *Pinetum cladinosum*, *Pinetum vaccinioso-cladinosum*, *Pinetum empetroso-cladinosum*, *Pinetum callunoso-cladinosum*.

При рубке сосняков лишайниковых образуются три типа растительных сообществ. Ассоциация (P.s.–Cl.): [*Cladonia*] характеризуется доминированием кустистых лишайников рода *Cladonia* (*C. alpestris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*). Покрытие кустарничков и трав незначительно. Распространена по всей территории Кольско-Карельской геоботанической подпровинции, но главным образом в северной тайге. Н.И. Ронконен (1975) выделяла тип лишайниковых вырубок, объединяя в нем физиономически сходные сообщества, образованные после рубки сосняков лишайниковых, воронично-лишайниковых и воронично-брусничных в северной тайге и сосняков лишайниковых и вересково-лишайниковых – в средней тайге. А.А. Листов (1986) отмечает лишайниковый тип вырубок на территории Республики Коми, Г.А. Скляр с коллегами (1967) – в Архангельской и Вологодской областях. Напочвенный покров после рубки древостоя практически не меняется. Кроме лишайников в разной степени обилия присутству-

ют *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* s.l. Встречаются преимущественно в подзоне северной тайги. В средней тайге их нахождение возможно на бедной песчаной морене. Фрагментами лишайниковые вырубки могут встречаться на вырубках сосняков всех типов, когда при лесозаготовках уничтожается или сильно повреждается почвенный покров и зарастание идет на фактически голом песке или выходах коренных пород. Лишайниковый покров может препятствовать возобновлению главных пород, но только при очень мощном развитии, поэтому этот тип вырубки можно считать успешно естественно возобновляемым сосной.

В сторону незначительного снижения влажности почвы (на пологих песчаных склонах) или на местах, пройденных пожаром незадолго до рубки или сразу после нее, увеличивается покрытие вереска и можно выделить ассоциацию (P.s.-Cl.): *Calluna vulgaris*. В.С. Воронова (1962) и Н.И. Ронконен (1975) выделяли лишайниково-вересковый тип вырубки, как паловый вариант лишайниковых вырубок. Так же, как и предыдущая, ассоциация распространена по всей Кольско-Карельской геоботанической подпровинции: в средней тайге, главным образом паловый вариант, в северной тайге возможно образование сообществ с доминированием вереска и на не пройденных палом вырубках. А.А. Листов (1986) отмечает вересково-лишайниковый тип вырубки для западных районов территории Республики Коми. В условиях средней тайги Архангельской области подобные вырубки описаны Г.А. Складовым с коллегами (1967). В настоящее время огневая подготовка на вырубках специально не проводится или проводится в очень ограниченных объемах, поэтому значительно сократились площади вересково-лишайниковых вырубок, но выделять их следует, как специфический тип сообществ. Кроме кустистых лишайников (*Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. mitis*) встречаются, иногда обильны, лишайники с удлиненоцилиндрическим не ветвящимся слоевищем (бокальчатые) и мох *Polytrichum juniperinum*. В травяно-кустарничковом ярусе, кроме вереска, с незначительным покрытием произрастают *Avenella flexuosa*, *Empetrum nigrum* s.l., *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*. Часто обильным бывает естественное возобновление сосны и березы. Восстановление древесного яруса идет, как правило, без смены пород и довольно успешно. Специальных мероприятий по ограничению влияния травяно-кустарничковой растительности на возобновление сосны проводить не требуется. Растительные сообщества этой ассоциации мало изменчивы в пространстве и во времени. Выделены социации *Calluna vulgaris* – [*Cladonia*], *Calluna vulgaris* + *Empetrum nigrum* (в составе бывшего насаждения были

лиственные породы, возобновление которых создало с первых лет участки с затенением, где концентрируется вороника и брусника на фоне небольших пятен *Pleurozium schreberi*), *Calluna vulgaris* – *Polytrichum juniperinum* (средняя подзона, после пожара), *Calluna vulgaris* – *Polytrichum commune* (средняя подзона, после пожара).

При увеличении влажности после рубки лишайники частично замещаются зелеными мхами, главным образом *Pleurozium schreberi*, и увеличивается покрытие брусники. Такие сообщества выделяются в ассоциацию (P.s.–Cl.): *Vaccinium vitis-idaea*. Приурочены они, как правило, к основаниям пологих склонов с более благоприятными условиями увлажнения. Видовое разнообразие таких растительных сообществ невысокое, но выше, чем в предыдущих двух ассоциациях. Здесь встречаются *Agrostis tenuis* (редко), *Avenella flexuosa* (редко), *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Hieracium umbellatum*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum* (редко), *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Rumex acetosella* (редко), *Salix myrtilloides* (редко), *Solidago virgaurea*, *Sorbus aucuparia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*. Н.И. Ронконен (1975) не отмечала аналогичных типов вырубок в условиях сосняков лишайниковых. А.А. Листов (1986) для территории Коми выделяет бруснично-лишайниковый и луговиково-лишайниковый типы вырубок, которые возможно соответствуют данной ассоциации. В этих условиях сосна так же как и в предыдущих успешно возобновляется естественным путем.

Вырубки сосняков зеленомошных

Сосняки зеленомошные распространены на сухих дренированных местообитаниях и объединяют выделяемые Ф.С. Яковлевым и В.С. Вороновой (1959) брусничные и черничные сосняки. Северотаежные сосняки зеленомошные отличаются участием *Empetrum nigrum* s.l. Подчеркивая это, Ф.С. Яковлев и В.С. Воронова присваивают им имя сосняки воронично-брусничные и воронично-черничные (см. также Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993), хотя сообщества с участием в напочвенном покрове *Empetrum nigrum* s.l. распространены также в Суоярском и Водлозерском геоботанических округах в средней тайге. В напочвенном покрове сосняков брусничных так же, как и сосняков черничных, представлены в разных пропорциях кустарнички *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum* s.l., *Ledum palustre* и бывает очень трудно провести грань между черничным, брусничным, или вороничным сосняками. Не-

изменным же у всех этих типов является преобладание в мохово-лишайниковом покрове зеленых мхов, а лишайники распространены небольшими пятнами, как правило, в окнах. Несмотря на то, что по В.Н. Сукачеву (1971, см. также Яковлев, Воронова, 1959) сосняки брусничные и сосняки черничные относятся к одной – зеленомошной группе типов леса, они достаточно четко расходятся в пространстве по почвенным условиям (см. табл. 38). В древостое сосняков брусничных и черничных, кроме сосны, присутствуют единично береза и ель. Подрост сосновый, редкий. В подлеске – рябина (*Sorbus aucuparia*), ива козья (*Salix caprea*), можжевельник (*Juniperus communis*). Кроме кустарничков, в сосняках зеленомошных в травяно-кустарничковом ярусе присутствуют *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea* и др. В сосняках черничных, в отличие от брусничного типа леса, в напочвенном покрове появляются *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis* (последние три вида – в средней тайге). Как вариант сосняка черничного можно выделить сосняк чернично-сфагновый (по Громцев, 2000), сосняк чернично-долгомошный (Виликайнен и др., 1977), распространенный по окрайкам болот. Он формируется на подзолах иллювиально-железисто-гумусовых или на полугидроморфных торфянистых подзолах иллювиально-гумусовых на озерно- или водно-ледниковых отложениях разнобразного механического состава, чаще тяжелого (суглинки, глины). Сосняки чернично-сфагновые отличаются присутствием в моховом ярусе *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*, а в травяно-кустарничковом ярусе – некоторых болотных видов (*Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis* и др.) и большим участием голубики и багульника. В древесном ярусе береза и ель представлены значительно больше, чем в сосняке черничном. Л.П. Рысин (1975), анализируя сосняки Европейской части СССР, разделяет группы ассоциаций – зеленомошную, брусничную и черничную, выделяя по несколько ассоциаций в каждой из них; для территории Карелии такое дробное деление нецелесообразно.

На вырубках сосняков брусничных – *Pinus sylvestris*-*Vaccinium vitis-idaea* (P.s.–V.v.-i.) формируются растительные сообщества, выстраиваемые в ряд ассоциаций (по возрастанию влажности почвы): *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* – [*Cladonia*], *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*, *Carex cinerea* – [*Sphagnum*].

Растительные сообщества ассоциации (P.s.–V.v.-i.): *Calluna vulgaris* формируются в условиях сосняков брусничных в верхних частях склонов или в случаях прохождения пожаров в лесу неза-

долго до рубки. Н.И. Ронконен (1975) выделяла паловый тип лишайниково-вересковых вырубок, образующийся в условиях лишайниковых и зеленомошных сосняков; распространены они, главным образом, в подзоне северной тайги. М.Л. Раменская (1964) отмечала мобильность мохово-лишайникового покрова лесных сообществ и подчеркивала, что на рубках сосняков брусничных, особенно в камовом ландшафте с господством песчаных отложений, происходит замещение зеленых мхов лишайниками с образованием беломошных типов вырубок. Сообщества маловидовые, отличаются от аналогичных в условиях лишайниковых сосняков чуть большим представительством зеленых мхов и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*). Разнообразие сообществ проявляется в различных сочетаниях кустарничков, выделяются социации: *Calluna vulgaris*, *Calluna vulgaris* – [*Cladonia*], *Vaccinium vitis-idaea* + *Calluna vulgaris* – [*Cladonia*], *Vaccinium vitis-idaea* + *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum* – [*Cladonia*]. Возрастных стадий не выделяется, восстановление покрова зеленых мхов начинается после смыкания крон молодых сосен и этот процесс может продолжаться достаточно долго (до 40 и более лет после рубки). При воздействии огнем до рубки или после нее формируются сообщества с участием в напочвенном покрове *Polytrichum juniperinum* при значительно большем обилии вереска. Вересковые вырубки успешно естественно облесяются сосной.

Возрастной ряд восстановления сосняка брусничного на песчаном иллювиально-железистом подзоле на песчаной морене выглядит следующим образом: *Vaccinium vitis-idaea* – [*Cladonia*] (13 лет); *Pinus sylvestris* – *Vaccinium vitis-idaea* + *Empetrum nigrum* – [*Cladonia*] (40 лет); *Pinus sylvestris* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi* (60 лет); *Pinus sylvestris* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi* (160 лет) (табл. 40). Рубка леса практически не повлияла на видовой состав напочвенного покрова, что в целом характерно для северотаежных сосняков. На рубке резко увеличилось покрытие лишайников и вереска и, наоборот, снизилось покрытие зеленых мхов и черники с водяникой, что свидетельствует о снижении почвенной влажности. Через 60 лет покрытие зеленых мхов восстановилось, но в травяно-кустарничковом ярусе восстановление идет не столь быстро, видимо, из-за корневой конкуренции с очень густым древостоем сосны.

Ассоциация (P.s.-V.v.-i.): *Vaccinium vitis-idaea* – [*Cladonia*] распространена главным образом, в северной подзоне тайги (в средней тайге по южным дренированным склонам). Н.И. Ронконен (1975) относил подобные сообщества к лишайниково-вересковым рубкам. Несмотря на доминирование лишайников,

Таблица 40

Изменение структуры напочвенного покрова в ряду восстановления сосняка брусничного
(*Pinus sylvestris* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*)

Виды	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Pleurozium schreberi</i> , 160 лет (до рубки)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> – [<i>Cladonia</i>], вырубка, 13 лет.	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> + <i>Empetrum nigrum</i> –[<i>Cladonia</i>], 40 лет	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> – <i>Pleurozium schreberi</i> , 60 лет
<i>Pinus sylvestris</i>	Сомкнутость 50%, высота 18 м, диаметр 22 см	20%, высота до 1,5 м	Сомкнутость 80%, высота 6–10 м, диаметр 8–12 см	Сомкнутость 70%, высота 8–12 м, диаметр 12 см
<i>Betula pubescens</i>	Единично во втором ярусе	1%	–	
<i>Juniperus communis</i>	–	–	–	1%
<i>Salix caprea</i>	–	–	–	1%
<i>Sorbus aucuparia</i>	Единично в подлеске	1%	–	1%
<i>Cladonia</i> spp.	15%	60%	70%	20%
<i>Cetraria islandica</i>	–	–	1%	–
<i>Pleurozium schreberi</i>	80%	1%	20%	70%
<i>Dicranum polysetum</i>	1%	2%	–	3%
<i>Polytrichum commune</i>	–	1%	–	
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	1%	1%	1%	1%
<i>Calluna vulgaris</i>	10%	20%	1%	1%
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1%	5%	–	–
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	–	–	–	1%
<i>Empetrum nigrum</i>	20%	1%	20%	20%
<i>Ledum palustre</i>	5%	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i>	10%	1%	3%	5%
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	50%	30%	30%	20%

ассоциация выделяется по признаку присутствия в напочвенном покрове зеленых мхов (до 20%) и, хотя бы в незначительном количестве, луговика извилистого и черники. Эти виды указывают на более благоприятные условия влажности. В этом случае следует ожидать более быстрого, чем в предыдущем случае, восстановления древесного яруса и иногда значительную примесь лиственных пород в молодняках. В сообществах данной ассоциации, кроме *Vaccinium vitis-idaea*, обычны *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*. Выделяются социации *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Chamaenerion angustifolium* (огневое воздействие), *Vaccinium vitis-idaea* + *Calluna vulgaris* + *Empetrum nigrum* – *Pleurozium schreberi* + [*Cladonia*], *Avenella flexuosa* + *Calluna vulgaris* + *Vaccinium vitis-idaea*.

Ассоциация (P.s.–V.v.-i.): *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi* центральная в ряду ассоциаций вырубок сосняков брусничных. Она образуется в случае, когда рубка леса не вызывает сильных изменений почвенной влажности. Отличается от предыдущей преобладанием в напочвенном покрове зеленых мхов, лишайники присутствуют в значительно меньшем количестве. Увеличивается покрытие *Chamaenerion angustifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*. В подзоне средней тайги появляется *Calamagrostis arundinacea*, который может доминировать на отдельных участках. Н.И. Ронконен (1975) выделяла тип кустарничково-зеленомошных вырубок, образующийся при рубке зеленомошных сосняков, отмечая то, что это наиболее распространенный тип вырубок в северной подзоне тайги. Для Архангельской (в пределах средней тайги) и Вологодской областей (Скляров и др., 1967) аналогичные вырубки относятся к луговиковому типу. Естественное возобновление хвойных пород здесь бывает затруднено, как из-за влияния травянистой растительности, так и из-за конкуренции вегетативно размножающихся лиственных пород, особенно на вырубках производных лесов. Выделяются социации: *Calluna vulgaris* – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*: вырубки производных сообществ: *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea* (средняя тайга), *Calamagrostis arundinacea* + *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea* (средняя тайга). Растительные сообщества вырубок вторичных лесов подзоны средней тайги отличаются доминированием черники и высоким проективным покрытием зеленых мхов, главным образом, *Pleurozium*

schreberi, лишайники практически отсутствуют. Достаточно обильны *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*. Формируются сообщества главным образом при рубке производных сообществ с присутствием березы в составе древесного яруса, поэтому не удивительна достаточно высокая активность лесных злаков. Быстрое формирование древесного яруса позволяет чернике сохранить свое обилие. Описаны социации: *Betula* sp. + *Vaccinium vitis-idaea* + *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*, *Betula* sp. – *Vaccinium vitis-idaea* + *Vaccinium myrtillus* + *Ledum palustre* – *Pleurozium schreberi*.

Растительные сообщества ассоциации (P.s.–V.v.-i.): *Avenella flexuosa* формируются на вырубках сосняков брусничных как в северной, так и в средней тайге, занимая местообитания с несколько большей почвенной влажностью, чем предыдущая ассоциация. Аналогичные сообщества описаны в среднетаежной подзоне Архангельской области и Вологодской областях (Скляров и др., 1967; Сидорова, 2003 и др.). Н.И. Ронконен (1975) выделяла луговиково-кустарничковые вырубки сосняков и ельников зеленомошной группы, отмечая значительное участие кустарничков в сложении напочвенного покрова. Действительно, покрытие брусники, черники и других кустарничков в сумме может достигать 30–40%. М.Л. Раменская (1958) относила подобные сообщества к луговой формации извилистошучники (*Deschampsia flexuosa*ae). Лишайники р. *Cladonia* в напочвенном покрове практически отсутствуют, обилие зеленых мхов значительно ниже, чем на вырубках с доминированием кустарничков. Достаточно обильны *Chamaenerion angustifolium*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*. Доминирование *Avenella flexuosa* и обильное возобновление листовенных пород определяет развитие напочвенного покрова в несколько стадий. Выделяются социации: *Avenella flexuosa*, *Betula* sp. + *Avenella flexuosa* – *Pleurozium schreberi* (на вырубках сообществ, в составе древостоя которых присутствовала береза), *Avenella flexuosa* + *Calluna vulgaris* – *Pleurozium schreberi* (с наличием участков, пройденных огневой обработкой). В средней тайге встречаются сообщества с содоминированием *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea* – *Avenella flexuosa* + *Calamagrostis arundinacea*. На вырубках (P.s.–V.v.-i.): *Avenella flexuosa* естественным путем формируются, как правило, смешанные сосново-березовые молодняки и для успешного возобновления хвойных пород необходимо проводить агротехнические и лесоводственные уходы.

В нижних частях склонов и на участках вырубок, примыкающих к болоту, где после рубки идут процессы заболачивания, формируются сообщества, отнесенные к ассоциации (P.s.–V.v.-i.): *Carex cinerea* – [*Sphagnum*]. По Н.И. Ронконен (1975) – осоково-

сфагновые вырубки, образующиеся во многих типах леса по окрайкам болот. Основным признаком ассоциации является активное участие в напочвенном покрове сфагновых мхов и содоминирование осок, главным образом, *Carex cinerea*. В напочвенном покрове обильны также болотные кустарнички *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, а также *Vaccinium vitis-idaea* и *Equisetum sylvaticum*. Характерно присутствие ив. Выделены социации *Carex cinerea* + *Ledum palustre* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Equisetum sylvaticum* (северная подзона), *Carex globularis* (средняя подзона). Последняя часто формируется на вырубках, пройденных палом. Облесаются, как правило, сосной и березой.

Сосняки черничные – *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* (P.s.–V.m.) распространены в Карелии значительно меньше, чем брусничные. Однако более высокое плодородие почв и разнообразие напочвенного покрова обеспечивает и разнообразие сообществ на вырубках. Выделены ассоциации (по возрастанию влажности почвы): *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* – [Pleurozium], *Calamagrostis arundinacea*, *Carex cinerea*.

В верхних частях склонов на вырубках сосняков черничных, главным образом, северной тайги формируются сообщества с доминированием вереска, других таежных кустарничков и высоким проективным покрытием кустистых лишайников, отнесенные к ассоциации (P.s.–V.m.): *Calluna vulgaris*. Выделяются социации *Calluna vulgaris* + *Vaccinium myrtillus* – [Cladonia] и *Empetrum nigrum* + *Vaccinium myrtillus* – [Cladonia]. В средней тайге сообщества, принадлежащие к этой ассоциации, формируются на горелых вырубках, в этом случае к лишайникам присоединяется *Polytrichum juniperinum*, социация – *Calluna vulgaris* – [Cladonia] + *Polytrichum juniperinum*. Сообщества ассоциации *Calluna vulgaris* в условиях сосняков черничных отличаются от аналогичных на вырубках сосняков лишайниковых и брусничных большим видовым разнообразием и присутствием в покрове в некотором количестве *Vaccinium myrtillus*, а также злаков *Avenella flexuosa* и *Calamagrostis arundinacea*. Как правило, успешно естественно облесаются сосной.

Если рубка леса не приводит к изменению почвенной влажности, или эти изменения не столь значительны, чтобы привести к вытеснению зеленых мхов кустистыми лишайниками, на вырубке формируются сообщества с доминированием видов, бывших в напочвенном покрове до рубки – ассоциация (P.s.–V.m.): *Vaccinium myrtillus*–*Pleurozium schreberi*. В.С. Воронова (1964) и Н.И. Ронконен (1975) относили такие вырубки к луговиковому типу. Действительно, луговик извилистый практически всегда присутствует с большим или меньшим покрытием в таких условиях, иногда

доминирует. Но луговик точно так же присутствует и иногда содоминирует на вейниковых вырубках, т.е. в данных условиях он не является дифференцирующим видом, в то время как присутствие черники демонстрирует слабое изменение почвенных условий после рубки. На варьирование условий местообитания растительное сообщество реагирует изменением обилия того или иного вида кустарничков, луговика извилистого и иван-чая. Выделены социации: *Vaccinium myrtillus* + *Avenella flexuosa* – *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus* + *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus* + *Ledum palustre* – *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus* + *Empetrum nigrum* – *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Chamaenerion angustifolium* + *Vaccinium uliginosum* – *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Betula* sp. (вырубка производных лесов), *Avenella flexuosa* + *Chamaenerion angustifolium* (вырубка производных лесов), *Populus tremula* – *Chamaenerion angustifolium* – *Polytrichum commune* (средняя подзона, вырубка производных лесов). В сообществах данной ассоциации обычны *Avenella flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Empetrum nigrum*, *Hieracium umbellatum*, *Ledum palustre*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Естественное возобновление хвойных пород затруднено влиянием травянистой растительности и порослью березы и осины.

Если ассоциация (P.s.–V.m.): *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi* формируется в основном в условиях северной тайги, то в средней тайге ее замещает ассоциация (P.s.–V.m.): ***Calamagrostis arundinacea***. Здесь так же обильны *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Vaccinium myrtillus*. По Н.И. Ронконен (1975) вейниковые вырубки – самый распространенный тип вырубков в среднетаежной подзоне и характерны для вырубков ельников зеленомошной группы и сосняков черничных. Поскольку в средней тайге в настоящее время рубятся большей частью производные леса, с первых лет в покрове содоминируют лиственные породы – осина и (или) береза, бывшие в составе древостоя до рубки. Аналогичные сообщества описаны в среднетаежной подзоне Архангельской и Вологодской областей (Склярков и др., 1967; Сидорова, 2003). Выделены социации: *Calamagrostis arundinacea* + *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea* + *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis tenuis* + *Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis arundinacea* + *Populus tremula*, *Chamaenerion angustifolium*, *Populus tremula* + *Chamaenerion angustifolium* – *Polytrichum commune* (огневая обработка). В сообществах обычны виды *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium*

sylvaticum, *Hieracium umbellatum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Potentilla erecta*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*. На юге Карелии обильны также *Angelica sylvestris* и *Convallaria majalis*. Естественное и искусственное возобновление хвойных пород затруднено из-за высокого обилия злаков и поросли лиственных пород.

В случае увеличения влажности почвы после рубки сосняков черничных (причиной чего может быть, например, прокладка лесовозной дороги) образуются сообщества (P.s.–V.m.): *Carex cinerea* с доминированием осок и увеличением обилия *Polytrichum commune* или сфагновых мхов на фоне зеленых мхов. Вторичное заболачивание вырубок сосняков черничных – явление крайне редкое, т.к. они практически не встречаются в основаниях склонов. Н.И. Ронконен выделяла аналогичный тип вырубки – осоково-долгомошный, но для вырубок ельников черничных влажных и ельников и сосняков долгомошных, т.е. на изначально заболоченных местообитаниях. В ассоциации *Carex cinerea* выделены социации: *Populus tremula* + *Carex cinerea* + *Ledum palustre* + *Pleurozium schreberi* + *Polytrichum commune*, *Carex cinerea* – [*Sphagnum*]. В сообществах, объединенных в ассоциацию *Carex cinerea*, обычны также виды: *Avenella flexuosa*, *Carex ovalis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Ledum palustre*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Восстановление сосновых древостоев идет, как правило, через смену пород.

Вырубки ельников зеленомошных

Ельники зеленомошные являются зональными для Кольско-Карельской подпровинции, но несмотря на это в карельской северной тайге они сосредоточены, главным образом, в Северо-западном горном Карельском геоботаническом округе, а в средне-таежной части хотя и разбросаны по всей территории, но все же по площади уступают соснякам. Часть Карелии расположена в пределах Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции (западная часть Водлозерско-Онегорецкого округа, Олонецко-южноприладожский округ, северные территории Важинско-Свирско-Оятского и Вепсовско-Андомско-Белозерского геоботанических округов) и здесь ельники господствуют практически по всей территории.

Группа северотаежных зеленомошных ельников объединяет выделяемые Ф.С. Яковлевым и В.С. Вороновой (1959) воронично-черничный и воронично-брусничный ельники, отличающиеся друг от друга большим или меньшим участием черники или брус-

ники. Т.К. Юрковская (1993), В.И. Василевич (2004) также выделяют ассоциацию ельник воронично-черничный и воронично-брусничный или просто брусничный. Последние ассоциации встречаются редко, и переход между ними не выражен. Часто встречаются сообщества с приблизительно равным обилием *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum* s.l. В древостое, как правило, кроме ели встречаются сосна и береза, в редком подлеске – рябина (*Sorbus aucuparia*) и можжевельник (*Juniperus communis*). В травяно-кустарничковом ярусе, кроме перечисленных выше кустарничков, представлены *Ledum palustre*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. В моховом покрове доминирует *Pleurozium schreberi*. Северотаежные зеленомошные ельники произрастают на подзолах иллювиально-гумусово-железистых и иллювиально-гумусовых супесчаных, а также на пятнисто-подзолистых супесчаных и суглинистых почвах на супесчаной или суглинистой морене. В средней тайге наиболее широко распространены ельники черничные на плакорных участках, а также в средних и нижних частях пологих склонов с супесчаными и суглинистыми почвами. В древостое кроме ели обычна примесь сосны, березы, осины. В подлеске рябина, ива козья, можжевельник. В напочвенном покрове в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* и обильны *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Pyrola rotundifolia*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. С небольшим обилием в климаксовых и субклимаксовых сообществах встречаются *Calamagrostis arundinacea* и *Avenella flexuosa*. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.). Тип леса ельник черничный очень распространен в лесной зоне и выделялся многими исследователями (см. Львов, Ипатов, 1976; Чертовской, 1978; Василевич, 1983а; 2004). Поскольку ельники черничные с участием вороники также достаточно часто встречаются в средней тайге, и, наоборот, не всегда вороника обильна в северотаежных ельниках, этот критерий (присутствие вороники) для разделения ассоциации не может быть признан четким. Видовое разнообразие, а также большее или меньшее участие разнотравья часто являются следствием возраста древостоя, а не отражением коренных условий экотопа. Учитывая это, не следует разделять на территории Карелии ельник черничный на несколько ассоциаций, а считать их вариантами одной ассоциации.

Н.И. Казимиров (1971) отметил целесообразность выделения ельников черничных влажных, произрастающих в понижениях рельефа с отличающимися характеристиками как напочвенного

покрова (большее обилие *Sphagnum girgensohnii*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *C. cinerea*), так и меньшей производительностью. В.М. Медведева с коллегами (1980) выделяла несколько типов (групп типов) заболоченных ельников, в т.ч. ельник болотно-травяной, ельник травяно-сфагновый, ельник сфагновый, ельник долгомошный, отмечая их редкую встречаемость и неочевидные различия. В.И. Василевич (1983а) выделял ассоциацию ельник сфагновый (*Piceetum sphagnosum* по Сукачеву (1931)), которая включает в себя распространенные в Карелии ельники хвощово-сфагновый и черничный влажный. Позднее он (Василевич, Бибилова, 2004) разделил эту ассоциацию, выделив ельник чернично-сфагновый (аналогичный ельнику черничному влажному) и ельник хвощово-сфагновый. Сами ельники хвощово-сфагновые и их вырубки встречаются в Карелии достаточно редко, поэтому здесь этот тип леса не обсуждается.

Наибольшей производительностью в группе зеленомошных ельников отличается ельник кисличный, произрастающий на дренированных местообитаниях на пятнисто-подзолистых и подзолистых супесчаных и суглинистых, а также элювиально-поверхностно-глееватых глинистых относительно богатых почвах. В.Н. Сукачев в своей схеме типов еловых лесов ставит его в центре, но для Карелии кисличные ельники характерны, в основном, для южной части и в совокупности занимают небольшую площадь. В.И. Василевич (1983а) в анализе ареала ельников кисличных указывает на распространение их на юг вплоть до Белоруссии. Ф.С. Яковлев и В.С. Воронова (1959), В.Г. Чертовской (1978) и Т.К. Юрковская (1993) указывают на возможность обнаружения ельников с участием кислицы в напочвенном покрове и в южной части подзоны северной тайги на относительно богатых почвах, но по производительности и характеристике напочвенного покрова они ближе к черничному типу леса. В древостое кроме ели единично присутствуют сосна, береза, осина. В подлеске – рябина и можжевельник, может встречаться клен. В напочвенном покрове кроме типичных бореальных кустарничков и мелкотравья встречаются борео-неморальные и неморальные виды *Oxalis acetosella*, *Melica nutans*, *Lathyrus vernus* и др.

Вырубки ельников черничных (Р.а.–V.м.) – одни из самых распространенных в средней тайге, они отличаются высоким разнообразием сообществ, практически невозможно найти вырубку с однородным растительным покровом. Сочетание варьирований мезорельефа с антропогенным делает очень сложной мозаику напочвенного покрова. Выделены ассоциации (по возрастанию почвенной влажности): *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Polytrichum commune*, *Carex cinerea*.

Центральной в ряду ассоциаций вырубок ельников черничных, безусловно, является (P.a.—V.m.): *Calamagrostis arundinacea*. Н.И. Ронконен (1975) выделяла вейниковые вырубки, отмечая, что это наиболее распространенный тип вырубок в среднетаежной подзоне Карелии. Но выводила она их из 4 типов леса — сосняка черничного, ельников брусничного, черничного и кисличного. Действительно, во всех этих лесорастительных условиях на вырубках образуются сообщества с доминированием вейника лесного, но отличающиеся видовым составом. Данная ассоциация отличается от аналогичной в условиях сосняков черничных значительно большей мозаичностью напочвенного покрова, более высоким видовым разнообразием, меньшим участием кустарничков и, наоборот, увеличением доли разнотравья (*Convallaria majalis*, *Galium mollugo*, *Geranium sylvaticum*, *Melampyrum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* и др.). Сообщества большей частью олигодоминантные, вейнику содоминируют в различных условиях *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium*, *Agrostis tenuis*, возобновление березы или осины. Выделены социации: *Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis arundinacea* + *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea* + *Chamaenerion angustifolium* + *Avenella flexuosa*, *Agrostis tenuis* + *Calamagrostis arundinacea*, *Populus tremula* + *Chamaenerion angustifolium* + *Avenella flexuosa* + *Calamagrostis arundinacea* (на вырубке производного ельника черничного с осинкой в древостое), *Calamagrostis arundinacea* + *Populus tremula* (на вырубке производного ельника черничного с осинкой в древостое), *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*. Естественное восстановление хвойных древостоев идет через смену пород, искусственное — затруднено из-за сильного развития злаков и поросли лиственных пород.

В условиях ельников черничных вейник лесной занимает центральные по условиям увлажнения и трофности вырубки, вытесняя луговик извилистый в крайние условия увлажнения. В условиях вторичного заболачивания вырубок луговик извилистый встречается довольно часто, но редко доминирует, в то время как на сухих местообитаниях формируются сообщества с доминированием луговика извилистого, отнесенные к ассоциации (P.a.—V.m.): *Avenella flexuosa*, которая объединяет растительные сообщества, формирующиеся на вырубках ельников черничных на вершинах и в верхних частях склонов, где после уничтожения древесного яруса уменьшается влажность почвы. В экстремальных условиях формируются сообщества с содоминированием таежных кустарничков (вереска и брусники) и иван-чая. В ассоциации (P.a.—V.m.): *Avenella flexuosa* выделены социации: *Avenella*

flexuosa + *Chamaenerion angustifolium* + *Calamagrostis arundinacea*, *Avenella flexuosa* – *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa* + *Betula* sp. – *Polytrichum juniperinum* (пожар), *Avenella flexuosa*, *Avenella flexuosa* + *Vaccinium vitis-idaea*, *Avenella flexuosa* + *Populus tremula* (производные сообщества), *Vaccinium vitis-idaea* (подзона северной тайги). Н.И. Ронконен (1975) выделяла луговиковый тип вырубок ельника и сосняка черничных, отмечая небольшие его площади среди вейниковых и вейниково-луговиковых вырубок. Луговиковые вырубки одни из самых сложных условий для лесовосстановления. Естественное и искусственное возобновление хвойных пород здесь затруднено из-за высокого задернения почвы, в древесном ярусе преобладает порослевое возобновление березы и осины.

Если уничтожение древостоя ведет к увеличению (не сильному) почвенной влажности, то на вырубках ельников черничных образуются сообщества с более или менее развитым моховым покровом из *Polytrichum commune*. Ассоциация (P.a.–V.m.): ***Polytrichum commune*** характеризуется незначительным участием также сфагновых и зеленых мхов. В напочвенном покрове, несмотря на увеличение увлажнения, доминируют злаки (*Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *Deschampsia cespitosa*), присутствуют осоки (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. ovalis*, *C. rhynchophylla*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) и ситники (*Juncus effusus*, *J. filiformis*). Обычен в таких условиях также *Equisetum sylvaticum*. Данная ассоциация приблизительно соответствует осоково-долгомошному типу, выделенному Н.И. Ронконен (1975) и Г.А. Складовым с коллегами (1967) и формирующемуся на вырубках ельников черничных влажных и ельников осоково-долгомошных (рис. 19). Процесс заболачивания вырубки в условиях ельников черничных обратим, уже через 8–10 лет (с момента смыкания крон лиственных пород) осоки постепенно уступают место лесным злакам и кустарничкам, сокращается покрытие сфагнума. В данной ассоциации выделены социации *Calamagrostis arundinacea* + *Deschampsia cespitosa* – *Polytrichum commune*, *Avenella flexuosa* + *Chamaenerion angustifolium* – *Polytrichum commune*, *Betula* sp. – *Calamagrostis arundinacea* + *Calamagrostis canescens* – *Polytrichum commune*, *Carex elongata* + *Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis arundinacea* + *Chamaenerion angustifolium* – *Polytrichum commune*. Естественное возобновление ели идет в местах с нарушенным почвенным покровом, но, как правило, вырубки облесяются березой, ивой и осинкой порослевого происхождения.

В основаниях склонов и на участках с нарушенным в результате прокладки дорог естественным стоком происходит

вторичное заболачивание вырубки, ведущее к формированию сообществ с доминированием осок и сфагновых мхов, — ассоциация (P.a.—V.m.): *Carex cinerea*. Осокам (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. rhynchophysa*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) могут содоминировать вейники тростниковидный (*Calamagrostis phragmitoides*) и седеющий (*C. canescens*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). Отличается от ассоциации (P.a.—V.m.): *Polytrichum commune* доминированием в мохово-лишайниковом ярусе сфагновых мхов, а в травянистом ярусе — осок. Ассоциация примерно соответствует осоково-сфагновому типу вырубок по Н.И. Ронконен (рис. 19). Неровность микрорельефа часто создает возможность произрастания таежных кустарничков, на таких участках, как правило, также присутствуют *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa*. Процесс заболачивания может быть необратимым в случае антропогенного нарушения естественного стока поверхностных вод. Если заболачивание явилось следствием только рубки леса в понижении рельефа, то восстановление древесного яруса снизит почвенную влажность и процесс будет идти в сторону восстановления ельника черничного. Выделены социации: *Avenella flexuosa* + *Carex brunnescens* (неровности микрорельефа создают условия для существования луговика извилистого), *Calamagrostis canescens* — [*Sphagnum*], *Salix caprea* + *Calamagrostis arundinacea* + *Scirpus sylvaticus*. Естественное возобновление хвойных пород идет через смену пород.

Вырубки ельников черничных влажных (P.a.—V.m.—[Sph.]) распространены в Карелии значительно реже, чем ельников черничных. Здесь наблюдается следующая закономерность. Если рубился коренной или спелый без примеси лиственных пород лес, то идет заболачивание участка с формированием сообществ с доминированием осок (*Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. cinerea*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. rhynchophysa*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*) или (и) таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*). Соответственно выделяются ассоциации (P.a.—V.m.—[Sph.]): *Carex brunnescens* и (P.a.—V.m.—[Sph.]): *Filipendula ulmaria*. Социации: *Carex brunnescens* — *Polytrichum commune*, *Carex globularis*, *Filipendula ulmaria* + *Betula* sp. Н.И. Ронконен выделяла аналогичные осоково-сфагновые вырубки (рис. 19), но в лесорастительных условиях ельников хвощево-сфагновых и ельников осоково-долгомошных, а таволжные — в условиях ельников болотно-травяных. В случае снижения почвенной влажности после рубки образуются вырубки с доминированием злаков, ассоциация (P.a.—V.m.—[Sph.]): *Calamagrostis arundinacea*, социации: *Betula* sp. + *Avenella flexuosa* + *Calamagrostis arundinacea* + *Chamaenerion angustifolium* — [*Sphagnum*], *Betula* sp. + *Calamagrostis arundinacea* — [*Sphagnum*].

Рубка же вторичных ельников с осиной или березой приводит к быстрому формированию плотного возобновления лиственных, снижению почвенной влажности и формированию злаковых сообществ, сгруппированных в ассоциацию (P.a.–V.m.–[Sph.]): *Avenella flexuosa* и социации: *Avenella flexuosa* + *Chamaenerion angustifolium* + *Populus tremula*, *Avenella flexuosa* + *Chamaenerion angustifolium* + *Betula* sp. – *Polytrichum commune*, *Vaccinium vitis-idaea* + *Carex cinerea*. Формирование сообществ с доминированием луговика извилистого возможно также на пологих склонах южной и юго-западной экспозиции, когда рубка леса приводит к снижению почвенной влажности. Разрастание луговика начинается от приствольных возвышений. На всех вырубках ельников черничных влажных кроме указанных выше видов обычны *Eriophorum vaginatum*, *Geum rivale*, *Ledum palustre*, *Ranunculus repens*, *Salix caprea*, *S. phylicifolia*, *Vaccinium uliginosum*.

Ельники кисличные (P.a.–Ох.а.) распространены в Карелии, главным образом, на самом юге и в Заонежье (Сортавальский, Пюхяярвский, Шелтозерский, Кондопожский, Колодский, Олонецкий, Куркиекский ландшафтные районы). Их восстановительная динамика описана в работе С.А. Комоловой и Д.М. Мирина (1999). На вырубках ельников кисличных формируются сообщества, распределенные по ассоциациям (по возрастанию почвенной влажности): *Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia cespitosa*, *Juncus filiformis*-*Polytrichum commune*, *Calamagrostis phragmitoides*. В настоящее время коренные ельники кисличные на территории Карелии за пределами заповедных территорий отсутствуют, поэтому все современные рубки – это рубки производных лесов и с первых лет возобновление лиственных пород активно участвует в формировании напочвенного покрова, входя в состав доминантов. Естественное возобновление хвойных пород затруднено.

Ассоциация (P.a.–Ох.а.): *Calamagrostis arundinacea* занимает на вырубках ельников кисличных крайнее положение – наиболее сухие местообитания, как правило, это – верхние части склонов. Н.И. Ронконен также выводила веяниковый тип рубки из ельников кисличных, наряду с черничными и брусничными, а также с сосняками черничными. На вырубках южнотаежных ельников лесовеяниковый тип рубки отмечен, как один из наиболее распространенных (Мерзленко, Бабиц, 2002), образующийся при рубке коренных древостоев. Ассоциация (P.a.–Ох.а.): *Calamagrostis arundinacea* отличается от аналогичной в черничных условиях более высоким видовым разнообразием и более активным участием неморальных и борео-неморальных видов. Здесь обычны *Angelica sylvestris*, *Avenella flexuosa*, *Carex*

cinerea, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus pratensis*, *Luzula multiflora*, *L. pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria holostea*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis*. Выделены социации: *Calamagrostis arundinacea* + *Populus tremula*, *Avenella flexuosa* + *Chamaenerion angustifolium* + *Rubus idaeus*, *Rubus idaeus* (для зоны смешанных лесов малинниковый тип вырубки отмечается как один из преобладающих (Мерзленко, 1989; Мерзленко, Бабич, 2002)), *Carex cinerea* + *Avenella flexuosa* + *Betula* sp. Как видно из названия состав доминантов социаций достаточно сильно различается. Центральной в этом ряду является социация *Calamagrostis arundinacea* + *Populus tremula*, на повышениях мезорельефа вейник частично или полностью вытесняется луговиком, на участках с нарушенным почвенным покровом, технологических площадках и в местах складирования порубочных остатков формируются сообщества с доминированием *Chamaenerion angustifolium* и *Rubus idaeus*, при варьировании микрорельефа формируются сообщества с содоминированием осок (в понижениях) и луговика (на повышениях).

Ассоциация (Р.а.–Ох.а.): *Deschampsia cespitosa* отмечена только на вырубках ельников кисличных. Несмотря на то, что *Deschampsia cespitosa* (щучка) распространен по всей Карелии, на вырубках он встречается не часто. Только на юге в сравнительно богатых условиях ельников кисличных в производных лесах он достаточно обилен, чтобы доминировать после уничтожения древостоя. Н.И. Ронконен не отмечала аналогичного типа вырубки, ассоциация (Р.а.–Ох.а.): *Deschampsia cespitosa* занимает промежуточное положение между вейниковым и вейниково-широколистным типами (рис. 19), хотя и ближе к последней. М.Д. Мерзленко (1989) выделяет щучковую ассоциацию для зоны смешанных лесов. Ассоциация *Deschampsia cespitosa* отличается от ассоциации *Calamagrostis arundinacea* в условиях ельников кисличных увеличением почвенной влажности, что проявляется в участии в напочвенном покрове ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. filiformis*) и зонтичных (*Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*). Внешне сообщества этой ассоциации выглядят как влажный злаково-разнотравный луг. Здесь обычны *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Aconitum septentrionale*, *Barbarea stricta*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula glomerata*, *C. patula*, *Convallaria majalis*, *Dactylis glomerata*, *Equisetum arvense*, *Galium album*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lathyrus vernus*, *Lonicera xylosteum*, *Milium effusum*, *Poa pratensis*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus auricomus*, *R. repens*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*,

Rubus saxatilis, *Salix caprea*, *S. phylicifolia*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria holostea*, *Trollius europaeus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*. Выделены социации: *Deschampsia cespitosa*, *Betula* sp. + *Calamagrostis arundinacea* + *Deschampsia cespitosa*, *Aegopodium podagraria* + *Calamagrostis arundinacea*, *Betula pendula* + *Aegopodium podagraria*.

Заболачивание после рубки древостоя ведет к формированию покрова из *Polytrichum commune*, увеличению покрытия ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. filiformis*), осок (*Carex acuta*, *C. brunescens*, *C. cinerea*, *C. ovalis*), разрастанию ив (*Salix aurita*, *S. caprea*, *S. phylicifolia*), участию лесоболотных видов *Equisetum sylvaticum*, *Scirpus sylvaticus*. В ассоциации (Р.а.–Ох.а.): ***Juncus filiformis* – *Polytrichum commune*** выделены социации *Polytrichum commune*, *Betula* sp. – *Juncus filiformis* + *Avenella flexuosa* – *Polytrichum commune*, являющиеся различными сукцессионными стадиями восстановления растительного покрова ельников кисличных. Кроме перечисленных выше осок, ситников и ив в растительных сообществах этой ассоциации обычны *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Luzula multiflora*, *Melampyrum pratense*, *Potentilla erecta*, *Scirpus sylvaticus*. Наиболее близким типом вырубки по Н.И. Ронконен (1975) является осоково-долгомошный тип, но выводит она его из заболоченных типов ельников.

В условиях, когда рубка леса и сопутствующая ей деятельность приводят к образованию участков вырубок с застойным увлажнением, формируются сообщества с доминированием вейников тростниковидного и седеющего (*Calamagrostis phragmitoides*, *C. canescens*), активным участием в сложении сообщества осок (*Carex cinerea*, *C. rostrata*), высоким обилием таволги (*Filipendula ulmaria*), камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*), хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum*). В ассоциации (Р.а.–Ох.а.): ***Calamagrostis phragmitoides*** выделена только одна социация – *Betula* sp. + *Calamagrostis phragmitoides* + *Deschampsia cespitosa*, что связано с незначительным распространением данного типа сообществ в Карелии. Н.И. Ронконен отмечает в своей классификации два близких типа: таволжные и ланцетно-вейниковые травяно-болотные вырубки, но основным их признаком является проточное увлажнение. Здесь же увлажнение избыточное, но не проточное, а в условиях богатых почв формируются высокопродуктивные травяные сообщества. Кроме указанных выше болотных и лесоболотных видов в сообществах данной ассоциации обычны также *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium palustre*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Viola palustris*.

Вырубки ельников неморальнотравных

Ельники неморальнотравные (Р.а.–А.р.) (по Яковлев-Воронова (1959) – ельники дубравно-широкоотравные, Казимиров (1971) – ельники дубравно-травянистые, Чертовской (1978) – крупнотравные, Василевич (1983) – ельники неморальнотравные распространены только на самом юге Карелии (Сортавальский, Шелтозерский, Колодский, Олонецкий, Куркиекский ландшафтные районы), в основном, на подзолистых суглинистых и глинистых, или элювиально-поверхностно-глееватых на ленточных глинах почвах. Отличаются от кисличных тем, что бореальные элементы (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*) значительно снижают свое обилие, а неморальные, наоборот, увеличивают. В напочвенном покрове обильны папоротники (*Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*), крупнотравье (*Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris* и др.), злаки (*Calamagrostis arundinacea*, *Melica nutans*, *Milium effusum* и др.), а также *Convallaria majalis*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum* и др. В древесном ярусе, кроме ели, в незначительном количестве присутствуют сосна, береза, осина. Подлесок относительно густой и сложен такими видами как черемуха, жимолость, ива козья, рябина, а также липа и клен.

Как и в случае ельников кисличных, практически невозможно найти климаксовые и субклимаксовые сообщества неморальнотравных ельников вне заповедных территорий, поэтому все вырубки в таких условиях – это вырубки вторичных лесов. Ряд ассоциаций, выделенных на вырубках ельников неморальнотравных: *Calamagrostis arundinacea*, *Milium effusum* – *Aconitum septentrionale*, *Juncus filiformis*, *Calamagrostis phragmitoides*. Н.И. Ронконен (1975) выводила из ельников неморальнотравных только один тип вырубки – веяниково-широкоотравный, частично соответствующий выделенным ассоциациям *Calamagrostis arundinacea* и *Milium effusum* – *Aconitum septentrionale*. Так же как и в условиях ельников кисличных естественное восстановление ельников идет через смену пород.

Центральной ассоциацией в условиях ельников неморальнотравных является (Р.а.–А.р.): *Milium effusum* + *Aconitum septentrionale*, характеризующаяся доминированием неморальных злаков и (или) неморального крупнотравья и возобновления липы и клена. М.Д. Мерзленко (1989) выделяет аналогичный тип вырубки для зоны смешанных лесов. В напочвенном покрове обычны

Stellaria holostea, *Lathyrus vernus*, *Solidago virgaurea*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris carthusiana*, *D. expansa*, *Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Actaea spicata*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Viola epipsila* и др. Растительный покров вырубок неоднороден, по доминирующим видам, расположению в рельефе и по антропогенному влиянию выделяются социации *Milium effusum*, *Milium effusum* + *Calamagrostis arundinacea*, *Tilia cordata* + *Acer platanoides* – *Rubus idaeus* + *Aconitum septentrionale* + *Milium effusum*.

Ассоциация (P.a.–A.p.): *Calamagrostis arundinacea* формируется на вырубках ельников неморальнотравных только в наиболее сухих местообитаниях, в верхних частях склонов, где после рубки древостоя снижается почвенная влажность, что приводит к снижению обилия неморального крупнотравья и разрастанию вейника лесного. Отличается она от аналогичных вырубок ельников кисличных и ельников черничных присутствием возобновления клена и липы и участием неморальных и борео-неморальных видов *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Trollius europaeus*, *Viola nemoralis* и др. Переход между ассоциациями *Milium effusum* + *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis arundinacea* плавный, но внешне достаточно хорошо обозначен участием неморального крупнотравья. Выделяются социации: *Populus tremula* + *Calamagrostis arundinacea* + *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis arundinacea* + *Milium effusum*. Н.И. Ронконен (1975) не выводила вейниковый тип вырубок из неморальнотравных ельников, по ее классификации данная ассоциация ближе к вейниково-широкотравному типу вырубок.

Увеличение почвенного увлажнения после рубки древостоя из-за положения в рельефе, нарушения естественного стока приводит к образованию сообществ с доминированием гигрофитов, объединенных в ассоциацию (P.a.–A.p.): *Juncus filiformis* + *Calamagrostis phragmitoides* по характерным для данных условий видам. Не исключено, что при увеличении количества описаний, ассоциации *Juncus filiformis* и *Calamagrostis phragmitoides* разойдутся или будут выделены другие. Как уже отмечалось, ельники неморальнотравные распространены в Карелии на очень незначительной территории и, соответственно, разнообразие их ограничено, выделять же ассоциации по одному или двум описаниям с неярко выраженными отличительными признаками не всегда возможно или целесообразно. В ассоциации помимо лесных и луговых гигрофильных видов ситников (*Juncus articulatus*, *J. effusus*, *J. filiformis*), вейников (*Calamagrostis phragmitoides*, *C. canescens*),

камышя лесного (*Scirpus sylvaticus*), хвоща лесного (*Equisetum sylvaticum*) обычны *Viburnum opulus*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus repens*, *Trollius europaeus*, *Pulmonaria obscura*, *Chamaenerion angustifolium*, *Stellaria holostea*, *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Anthriscus sylvestris*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Epilobium palustre*, *Lathyrus vernus*, *Cirsium palustre*, *Angelica sylvestris*, *Prunella vulgaris* и др. Выделены социации по доминантам: *Calamagrostis phragmitoides*, *Ranunculus acris* + *Chamaenerion angustifolium* + *Juncus filiformis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вырубка – это кратковременный и очень динамичный этап развития лесного сообщества от момента рубки древостоя до стадии сомкнутого молодняка. В подзоне южной тайги он длится около 5 лет, средней – 7–8 лет, а северной – до 15 и более лет. Как в предшествующем вырубке, так и в последующем лесных этапах растительное сообщество характеризуется наличием мощных древесных эдификаторов, в какой-то степени сглаживающих влияние биотопических факторов и создающих свою мозаику напочвенного покрова. Отличаясь от лесных этапов отсутствием древесных эдификаторов и более контрастными микроклиматическими условиями, вырубки в то же время отличаются и от внешне похожих на них луговых фитоценозов, наоборот, остаточным влиянием деревьев, а также направленностью антропогенного воздействия, заключающегося в способствовании росту древесных видов.

Всего на вырубках Карелии отмечен 231 вид сосудистых растений из 143 родов и 56 семейств, что составляет около 16% флоры Карелии (при широкой трактовке объема таксонов). 92% видов, произрастающих на вырубках, являются аборигенными. В географической структуре ценофлоры вырубок заметно преобладание зональных (бореальных) элементов. Большинство видов (66%) из отмеченных на вырубках встречались там единично или очень редко, только 28 (12%) видов можно считать постоянными представителями ценофлоры вырубок Карелии, большинство из которых – лесные с широкой экологической амплитудой. Широко распространены на вырубках Карелии луговые апофиты.

Ценофлора вырубок характеризуется слабой антропогенной трансформацией: преобладают виды естественных местообитаний (62,7%), невелико участие заносных видов (8%) – в синантропном комплексе преобладают апофиты (аборигенные виды, распространяющиеся по нарушенным местообитаниям).

Теоретически рубка леса должна приводить к обеднению локальных флор, подверженных интенсивным рубкам, “отбирая”

зональные виды с широкой экологической амплитудой. Однако анализ изменения локальных флор в пространстве и во времени в районах интенсивного лесопользования показал, что рубка леса, разрушая лесные сообщества, в целом практически не влияет на состав локальных флор. Это происходит по причине того, что рубкам мало подвержены (по причине существующих ограничений и непривлекательности для лесозаготовок) местообитания с максимальным видовым разнообразием и местообитания редких и наиболее уязвимых видов (заболоченные и водоохранные леса, скальные местообитания).

В средней тайге около половины видов, обитающих на вырубках, обновляются за время ее существования, наибольшие изменения происходят в группе лугово-лесных видов. Количество видов, типичных для напочвенного покрова коренных лесов, как правило, остается постоянным, они находят "убежища" около пней, в куртинах подроста, среди бревен, в зарослях иван-чая и кустарников, а затем успешно осваивают вторичные леса.

Проведенные исследования позволили выявить по состоянию возобновления древесной растительности (травянистые растения не являются надежным признаком для выделения стадий сукцессии) 3 стадии сукцессии в период от рубки древостоя до смыкания крон древесных растений.

В первую стадию сукцессии структуру сообщества в значительной степени определяют состав бывшего насаждения, расположение участка в рельефе, удаленность его от края леса, почвенные условия, окружающая растительность. Эти факторы регулируют поступление и прорастание зачатков растений. Разнообразие элементарных местообитаний (микроучастков, достаточных для жизнедеятельности одного растения) и отсутствие острой конкуренции (еще много свободного пространства) обеспечивают на этой стадии возможность большому количеству видов закрепиться в сообществе. Древесные породы, распространяющиеся семенами, находятся на стадии всходов и практически не влияют на структуру сообщества, корнеотпрысковые древесные виды также еще не проявляют своего преимущества. Лесные культуры, если они есть, находятся в стадии приживания и также практически не оказывают серьезного влияния на структуру напочвенного покрова. В первый год восстановления растительности на вырубках возможно высокое обилие сорных растений, семена которых заносятся с посадочным материалом и механизмами, работавшими на лесозаготовках и во время лесовосстановительных мероприятий.

Вторая стадия сукцессии начинается со 2–3-го года, когда на большей части территории вырубки общее проективное покры-

тие достигает 60–100%, а процессы регуляции численности и состава сообщества находятся уже в значительной степени под контролем внутренних (ценотических) факторов. Постепенно формируется сообщество с 3–4 доминантами. В средней тайге это, как правило, вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*) и иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), а также луговик (*Avenella flexuosa*), реже полевица (*Agrostis tenuis*) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), иногда осоки (*Carex brunnescens*, *C. cinerea*, *C. globularis*), кустарнички или виды лугово-лесного разнотравья (в зависимости от условий произрастания); в северной тайге – кустарнички. Древесные породы, за исключением подроста, оставленного на вырубке, находятся в пространстве травяного яруса, и если и превышают его, то незначительно.

Как правило, к 6-му году (в средней тайге) многие древесные породы выходят из пространства травяного яруса, кроны их разрастаются, что, возможно, является одной из причин ослабления влияния злаков и влечет за собой некоторое увеличение доли разнотравья. Далее, с формированием древостоя, продолжается выравнивание условий среды. Третья стадия может быть охарактеризована как переходная к стадии молодняка – сформированный древесный ярус еще не вызвал серьезных изменений в составе и обилии видов травяно-кустарничкового яруса.

Исследования взаимоотношений растений на вырубках показали, что изменение обилия доминантов в процессе развития сообщества – следствие сложных внутренних процессов и не может быть сведено только к результатам конкуренции. В то же время значение доминантов растительного покрова в формировании состава сообщества значительно.

Результаты исследований показали, что изменчивость отдельных процессов формирования сообщества вырубки создает впечатление хаотичности происходящего, которое, впрочем, подтверждается результатами применения различных математических методов, обосновывающих гипотезы, носящие часто противоположный характер. Растительное сообщество вырубки, тем не менее, закономерным образом проходит через определенные состояния, формируя структуру, позволяющую ему наиболее продуктивно в данных условиях использовать ресурсы среды для обеспечения своего развития. Все это указывает на то, что растительное сообщество – это не простая совокупность растений: совместное их произрастание и множественные связи друг с другом и средой образуют новое качество. Внутренняя структура сообщества ограничивает амплитуду колебаний состояний ценоэлементов и вместе с экотопом задает направление развития сообщества. Процессы формирования растительного сообщества, таким

образом, не могут рассматриваться и моделироваться, исходя из только целесообразности поведения отдельно взятых растений или популяций, и в отрыве сообщества от его позиции в пространстве и во времени.

Проведенные исследования показали, что деление видов на виоленты, пациенты, эксплеренты или C, S и R стратегии возможно только в пределах конкретного сообщества. Как только мы раздвигаем временные рамки, рассматривая несколько стадий сукцессии, пространственно выходим за пределы фитоценоза, принимаем покоящиеся семена за способ переживания неблагоприятной, в том числе фитоценотической, обстановки, практически у каждого вида обнаруживаются две–три стратегии. Таким образом, фитоценоотипы Раменского–Грайма (жизненные стратегии) не могут служить общей характеристикой вида, а в лучшем случае указывают на его поведение в конкретном фитоценозе в конкретный период времени, но поскольку они могут быть определены только в динамике, то возникает противоречие, которое ставит под сомнение целесообразность присвоения подобных характеристик видам.

Не подтвердилось распространенное мнение о возрастании разнообразия сообщества с приближением к климаксу, базирующееся на тезисе о зависимости стабильности экологической системы от разнообразия слагающих ее видов. Упрощенная (механистическая) трактовка этого правила приводит к теоретически обоснованным заблуждениям о возрастании видового разнообразия растительных сообществ с приближением к климаксу независимо от географического положения. Проведенные исследования свидетельствуют об обратном для таежных лесов, где коренные леса отличаются низким видовым разнообразием по сравнению с сообществами вырубок и производными лесами, находящимися на различных стадиях сукцессии. Продуктивность же и пластичность сообщества обеспечиваются на разных этапах высоким видовым разнообразием, поли-, олигодоминантностью и (или) внутривидовым разнообразием эдификаторов. Суть этих приспособлений заключается в максимальной реализации ресурсов среды и расширении диапазона наиболее продуктивного существования в условиях воздействия мощных внешних факторов.

Проведенный анализ существующих классификаций лесных растительных сообществ показал, что динамический подход позволяет объединить в одной системе все возрастные состояния в пределах типа леса (типа лесорастительных условий), учесть мелкокомасштабную пространственную и временную изменчивость и тем самым он предпочтительнее других для классифицирования растительных сообществ вырубков.

На основании результатов исследований разнообразия, структуры и динамики растительных сообществ разработана классификация вырубок, являющаяся частью динамической классификации лесов и базирующаяся на следующих основных положениях.

1. Типы вырубок, как и типы леса, характеризуются определенным ареалом. Набор растительных сообществ, формирующихся на вырубках Карелии, качественно и количественно закономерно изменяется с севера на юг. Кроме изменения набора растительных сообществ, изменяются свойства доминирующих видов. И все же, несмотря на закономерное распределение типов вырубок по широте и долготе, ареалы различных типов вырубок отличаются размерами и не могут ограничиваться условными линиями (границами подзон) на картах, поэтому географическая характеристика, хоть и имеет очень важное значение в построении классификационной схемы, но все-таки не является строгим критерием и может быть использована в качестве вторичного признака. Географическая специфика отражается также в закономерной связи типов леса и, соответственно, типов вырубок с типами ландшафтов.

2. Типы вырубок закономерно связаны с типами леса (лесорастительными условиями), но набор их шире в схожих местообитаниях. Выделенные для Карелии ассоциации растительных сообществ вырубок так же, как и обоснованные в результате проведенных исследований типы коренных сообществ, закономерно распределяются по градиентам влажности и богатства почвы. Внешне схожие растительные сообщества могут образовываться на вырубках в различных типах леса, но они относятся к разным ассоциациям, так как их сходство отражает не коренные свойства экотопа, а всего лишь временное состояние, вызванное антропогенным воздействием.

3. Набор растительных сообществ вырубок закономерно связан с возрастом вырубаемого древостоя (зависит от стадии развития бывшего лесного сообщества). Эта закономерность заключается в том, что на стадии смешанных древостоев напочвенный покров значительно богаче видами и в нем ведущую роль играют злаки. Все это приводит к тому, что растительное сообщество вырубок производных лесов также богаче видами и быстрее достигает максимальной травянистой биомассы, а затем и развития древесного яруса из поросли осины или березы. Кроме этого, смешанный древостой еще до рубки создает сложную мозаику напочвенного покрова.

4. Структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно изменяется во времени, проходя через

2–3 стадии сукцессии до формирования сомкнутого древесного яруса.

5. Уничтожение древесного яруса снимает его нивелирующее влияние и структура растительного сообщества, формирующегося на вырубке, закономерно развивается в зависимости от комплекса антропогенных (нарушенность почвенного покрова, лесокультурные работы, мелиорация и т.п.) и природных (рельеф, почвенные условия) факторов. Для описания образующихся на рубках небольших по площади или непродолжительных по времени стадий развития сообщества удобно использовать вспомогательный синтаксон – социацию.

Типология рубок Карелии может быть представлена следующим образом. Ассоциации растительных сообществ на рубках, именуемые по характерным видам, группируются по типам леса, и их порядок указывает на реакцию сообщества на изменения почвенной влажности, вызванные рубкой древостоя:

Pinus sylvestris – [*Cladonia*] (Сосняк лишайниковый): асс. *Calluna vulgaris* – [*Cladonia*], асс. [*Cladonia*], асс. *Vaccinium vitis-idaea* – [*Cladonia*].

Pinus sylvestris – *Vaccinium vitis-idaea* (Сосняк брусничный): асс. *Calluna vulgaris*, асс. *Vaccinium vitis-idaea* – [*Cladonia*], асс. *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*, асс. *Avenella flexuosa*, асс. *Carex cinerea* – [*Sphagnum*].

Pinus sylvestris – *Vaccinium myrtillus* (Сосняк черничный): асс. *Calluna vulgaris*, асс. *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*, асс. *Calamagrostis arundinacea*, асс. *Carex cinerea*.

Picea abies – *Vaccinium myrtillus* (Ельник черничный): асс. *Avenella flexuosa*, асс. *Calamagrostis arundinacea*, асс. *Polytrichum commune*, асс. *Carex cinerea*.

Picea abies – *Vaccinium myrtillus* – [*Sphagnum*] (Ельник черничный влажный): асс. *Avenella flexuosa*, асс. *Calamagrostis arundinacea*, асс. *Carex brunnescens*, асс. *Filipendula ulmaria*.

Picea abies – *Oxalis acetosella* (Ельник кисличный): асс. *Calamagrostis arundinacea*, асс. *Deschampsia cespitosa*, асс. *Juncus filiformis* – *Polytrichum commune*, асс. *Calamagrostis phragmitoides*.

Picea abies – *Aegopodium podagraria* (Ельник неморально-травный): асс. *Calamagrostis arundinacea*, асс. *Milium effusum* + *Aconitum septentrionale*, асс. *Juncus filiformis* + *Calamagrostis phragmitoides*.

Предложенная классификация растительных сообществ рубок может служить основой для планирования целенаправленного и эффективного восстановления лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.

Александрова В.Д. К истории понятия ассоциации в геоботанике // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 5–13.

Алехин В.В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 21–34.

Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. наука, 1951. 512 с.

Аникеева В.А. Типы вырубок, возобновление и начальные этапы формирования леса на месте среднетаежных ельников-черничников // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 43–60.

Антипина Г.С. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск: Петрозавод. госу.-т., 2002. 200 с.

Антонова Р.Ф. Пространственная структура ландшафтов Карелии // Тр. Карель. НЦ РАН. Сер. Б, Биogeография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 19–26.

Астрологова Л.Е. Динамика фитомассы на луговиковой вырубке из-под сосняка черничного в Савинском лесхозе Архангельской области // Возобновление и рост древесных пород на рубках Европейского Севера. Архангельск: Архангел. лесотехн. ин-т, 1974. С. 78–84.

Астрологова Л.Е. Луговиковые рубки, их продуктивность и динамика // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 108–116.

Бельков В.П. Развитие живого покрова на рубках в ельниках-кисличниках. Л.: ЦНИИЛХ, 1956. 11 с.

Бельков В.П. Особенности главных видов травяного покрова рубок в кисличниках и черничниках. Л.: ЦНИИЛХ, 1957. 35 с.

Бибикова Т.В. Классификация осинового леса северо-запада России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 48–57.

Бискэ Г.С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. 307 с.

Бобрыйко Б.И. Тип рубок и возобновление леса на северо-западном Кавказе // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск, 1976. С. 55–61.

Бойченко А.М. Типы вырубок и лесовосстановительные мероприятия в сосняках северотаежного Зауралья // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 99–107.

Борисова О.В., Уланова Н.Г., Демидова А.Н. Формирование растительности сплошных вырубок Крестецкого района Новгородской области // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России. Великий Новгород, 2000. С. 223–229.

Бубырева В.А. Флористическое районирование Северо-Запада и Севера европейской части России (подходы и методы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 17 с.

Буш К.К. Актуальные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 20–24.

Вайтекис Э.Ю., Каразия С.П. Диагностические признаки типов елово-лиственных лесов Литвы // Тр. ЛитНИИЛХ. 1986. Вып. 26.

Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс, 1974. 424 с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

Василевич В.И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 111–124.

Василевич В.И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 3. С. 341–350.

Василевич В.И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Там же. 1983а. Т. 68, № 12. С. 1604–1613.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983б. 247 с.

Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: Подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 162–171.

Василевич В.И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 10. С. 1–15.

Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Там же. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.

Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Там же. 1996а. Т. 81, № 11. С. 1–13.

Василевич В.И. Типы стратегии растений и конкурентоспособность // Популяции и сообщества растений: Экология, биоразнообразие, мониторинг. Тез. докл. V науч. конф. памяти проф. А.А. Уранова. Кострома, 1996б. Ч. 1. С. 12–13.

Василевич В.И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 11. С. 19–29.

Василевич В.И. Сероольшатники Европейской России // Там же. 1998. Т. 83. № 8. С. 28–42.

Василевич В.И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Там же. 2000. Т. 85, № 2. С. 46–53.

- Василевич В.И.* Ельники черничные Европейской России // Там же. 2004. Т. 89, № 11. С. 1728–1739.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* Сфагновые ельники Европейской России // Там же. 2004. Т. 89, № 5. С. 734–748.
- Василевич В.И., Шукина К.В.* Черноольховые леса северо-запада Европейской России // Там же. 2001. Т. 86, № 3. С. 15–26.
- Виликайнен М.И.* Типологическая характеристика объектов исследований // Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 7–21.
- Виликайнен М.И., Воронова Т.Г., Щербаков Н.М.* Фитоценологическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской низменности // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 4–14.
- Виликайнен М.И., Кучко А.А.* К характеристике среднетаежных березняков Карелии // Там же. 1977. С. 15–21.
- Виликайнен М.И., Сбоева Р.М.* Из истории изучения лесной растительности Карелии // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 132–142.
- Волков А.Д.* Классификация географических ландшафтов, местностей и урочищ запада северной и средней тайги европейской части России: Препр. докл. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1996. 15 с.
- Волокитина А.В.* Особенности распределения дождевых осадков под пологом хвойного леса // Лесоведение. 1979. № 2. С. 10–18.
- Воробьев Д.В.* Типы лесов европейской части СССР. Киев: Акад. наук УССР, 1953. 452 с.
- Воробьев Д.В., Остапенко Б.Ф.* Лесная типология и ее применение. Харьков: Харьк. с.-х. ин-т, 1977. 53 с.
- Воронова В.С.* О типах вырубок Карелии // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 5–21.
- Воронова В.С.* К вопросу о классификации растительности вырубок Карелии // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964а. С. 22–32.
- Воронова В.С.* Распределение корней в почве вейниковой вырубки и влияние их на всходы ели // Там же. 1964б. С. 49–54.
- Воспроизводство лесных ресурсов (в условиях Восточного Забайкалья) / В.П. Бобринев, А.М. Котельников, В.Ф. Рылков и др. Новосибирск: Наука, 1988. 113 с.
- Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. 575 с.
- Гельтман В.С.* Категории ассоциаций типа леса // Фитоценологические исследования в Белоруссии. Минск. Наука и техника, 1971. С. 77–91.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР / Ред. В.Д. Александрова, Т.К. Юрковская. Л.: Наука, 1989. 64 с.
- Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: АН СССР, 1947. (Тр. Ком. по естеств.-ист. районированию; Т. 2).

Герасименко Г.Г. Динамическая типология лесов Северо-Запада России // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2001. Вып. 2. С. 52–54.

Гнатюк Е.П., Кравченко А.В., Крышень А.М. Сравнительный анализ локальных флор Южной Карелии // Биогеография Карелии: (Флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. С. 59–74 (Тр. Карел. НЦ РАН; Вып. 4).

Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Исследование пространственной дифференциации флоры средней Карелии с помощью статистических методов // Тр. Карел. НЦ РАН. Сер. Б, Биогеография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 43–58.

Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2005. 68 с.

Голомедова Т.И. Влияние выделения корней и зерновок извилистого луговика на всходы и прорастание семян березы и ели // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1964. № 3. С. 119–126.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 2002 г. Петрозаводск: Карелия, 2003. 256 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2003 г. Петрозаводск: Карель. НЦ РАН, 2004. 312 с.

Гродзинский А.М. Парадигмы в аллелопатии // Методологические проблемы аллелопатии. Киев; 1989. С. 3–14.

Гродницкая И.Д. Роль эпифитной микрофлоры в патогенезе сеянцев хвойных пород: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1996. 16 с.

Громцев А.Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1993. 160 с.

Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: Теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2000. 144 с.

Громцев А.Н., Коломыцев В.А. Эколого-экономические критерии и ландшафтная основа районирования таежных регионов страны // Инж. экология. 1998. № 5. С. 30–46.

Гуторович И. Заметки северного лесничего // Лесн. журн. 1897. № 2, 5.

Гуторович И.И. О типах насаждений вообще и Аагофской дачи Лифляндской губ. в частности // Там же. 1908. № 10. С. 1253–1276.

Гюнтер А.К. Материалы для познания флоры Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1867 г. Петрозаводск: Губерн. типография, 1867. С. 184–194.

Гюнтер А.К. Материалы к флоре Обонежского края // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1880. Т. 11, вып. 2. С. 17–60.

Декастов Н.Е. Простейшие мероприятия по возобновлению леса при концентрированных рубках. Л., 1936. 112 с.

Декастов Н.Е. Мероприятия по возобновлению леса при механизированных лесозаготовках. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 278 с.

Демидова А.Н. Популяционная биология вейника седеющего (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 24 с.

Демидова А.Н., Жуковская О.В. Типология и классификация растительности сплошных вырубок Новгородской области // Стационарные лесозоологические исследования: Методы, итоги, перспективы. Сыктывкар, 2003. С. 51–52.

Демьянов В.А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1309–1316.

Демьянов В.А. Представление о фитогенном поле растений и проблема сущности фитоценоза // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 359–363.

Домбровская А.В., Шляков Р.Н. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Краткий определитель. Л.: Наука, 1967. 182 с.

Дохман Г.И. О системе диагностических признаков единиц растительности // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 5. С. 637–648.

Дробов В. Материалы к изучению типов лесных насаждений Вытегорского уезда Олонецкой губернии // Изв. О-ва изучения Олонецкой губернии. Петрозаводск, 1914. № 1/2. С. 11–63.

Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 65–72.

Дыренков С.А. Возобновление ели на вырубках, разработанных Костромским методом // Лесоведение. 1967. № 6. С. 52–61.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Егорова Н.В., Куликова В.К. К вопросу об изменении химических свойств почвы в результате очистки лесосек // Лесные почвы Карелии и изменение их под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1962. С. 58–70.

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.

Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии: (Палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карел. НИЦ РАН, 2000. 242 с.

Ермолаева В.Н., Харитонов Г.А. Влияние подготовки почвы на развитие травяного покрова на свежих нераскорчеванных вырубках // Изв. вузов. Лесн. журн. 1974. № 3. С. 30–33.

Жуковская О.В. Растительность веяниковых вырубок еловых лесов южной тайги европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 23 с.

Журналы заседаний Лесного общества в Петрограде // Лесн. журн. 1916. № 1. С. 109–130.

Звонкова А.А. Малинниковые паловые рубки и возобновление леса на них // Современные исследования типологии и пироэкологии леса. Архангельск: Архангел. ин-т леса и лесохимии, 1976. С. 76–83.

Зубарева Р.С. Типы концентрированных вырубок в сосновых лесах бассейна р. Туры // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1960. С. 5–23. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 16).

Зубарева Р.С. Леса южной тайги равнинного Зауралья // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1970. С. 22–69. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР; Вып. 67).

Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П., Фильрозе Е.М. Теоретические основы географо-генетической классификации типов леса и их развитие // Эколого-географические и генетические принципы изучения лесов. Свердловск: Урал. НЦ АН СССР, 1983. С. 37–42.

Зябченко С.С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.

Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.

Ивашкевич Б.А. Очерк лесов Восточной горной Маньчжурии // Изв. Лесн. ин-та. 1916. Вып. 30. С. 103–232.

Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 184–195.

Ипатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Там же. 1990. Т. 75, № 10. С. 1380–1388.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992, № 4. С. 3–9.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Географическое варьирование типа леса: Сосняк лишайниково-зеленомошный // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 4. С. 19–29.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Там же. 1977. Т. 62, № 10. С. 1441–1445.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К вопросу о континууме и дискретности растительного покрова // Там же. 1985. Т. 70, № 7. С. 885–895.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Там же. 1989. Т. 74, № 1. С. 14–21.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. 316 с.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92–100.

Казакова О.Н. Ландшафтное районирование Северо-Запада РСФСР // Доклады научной сессии, 1959. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. С. 1–24.

Казимиров Н.И. Развитие и рост елово-лиственных древостоев на сплошных вырубках в ельниках черничных Карелии // Восстановление и защита леса в Карельской АССР. Петрозаводск, 1961. С. 5–16. (Тр. Карел. фел. АН СССР; Вып. 25).

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.

Казимиров Н.И., Цветков В.Ф. Лесовозобновление на европейском Северо-Западе (Мурманская область и Карельская АССР) // Возобновление леса. М.: Колос, 1975. С. 23–37.

Калининченко Н.П., Писаренко А.И., Смирнов А.И. Лесовосстановление на вырубках. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 326 с.

Каразия С.П. Классификационные и диагностические признаки типов леса // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 27–29.

Каразия С.П. Динамика лесных биогеоценозов и распознавание типов леса Литвы // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 27–35.

Карельская АССР: Природа, хозяйство / Ред. Г.С. Бискэ, И.П. Покровская, В.А. Соколов. Петрозаводск: Карелия, 1986. 279 с.

Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Лозин Г.Л. Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосквья. М.: Наука, 1987. С. 34–51.

Карпов В.Г. Взаимные отношения между растениями как фактор динамики лесного биогеоценоза // Лесоведение. 1967, № 6. С. 23–35.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с.

Кафанов А.И., Борисовец К.Э., Волвенко И.В. О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 3. С. 250–265.

Кищенко Т.И. Исследования по лесовозобновлению в Карелии // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1960. С. 207–211. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 16).

Кожухов Н.И. Об этапах в формировании леса после сплошной рубки // Лесн. хоз-во. 1971. № 3. С. 65–66.

Колесников Б.П. Некоторые вопросы развития лесной типологии // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 3–11. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР).

Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3–20.

Колесников Б.П., Трусев П.Ф., Фильрозе Е.М. Опыт применения генетической классификации типов леса при устройстве лесов Ильменского заповедника // Вопросы восстановления и повышения продуктивности лесов Челябинской области. Свердловск, 1961. С. 45–71. (Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 26).

Комолова С.А., Мирин Д.М. Особенности восстановительной динамики ельников кисличного и неморально-кисличного типов // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 39–49.

Комплексная характеристика пилотной территории, ее экологическая, ресурсная и хозяйственная оценка и рекомендации по ландшафтно-экологическому планированию на примере модельных фрагментов / В.К. Антипин, А.Д. Волков, А.Н. Громцев и др. // Ландшафтно-экологическое планирование. Петрозаводск, 1999. С. 1–46.

Кондратьев П.С. Влияние густоты посадки на рост сосновых насаждений // Лесн. хоз-во. 1939. № 12. С. 27–33.

Корелина А.А. Кипрейно-паловые вырубки в Квандозерском лесничестве // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 130–144.

Корконосова Л.И. О вегетативном возобновлении луговика извилистого под пологом леса и его значении в формировании луговикового типа вырубок // Там же. 1959. С. 101–109.

Корконосова Л.И., Кожухов Н.И. Вейниковые вырубки севера Пермской области // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1972. С. 104–117.

Корконосова Л.И., Мочалова Г.А. Изменение запаса корневой массы вейника на вейниковых вырубках из-под сосняка черничника свежего // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М.: Наука, 1967. С. 119–124.

Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.

Кравченко А.В. Дополнения к флоре Карелии. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1997. 60 с.

Кравченко А.В. К флоре сосудистых растений Карельского побережья Белого моря // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск, 1999. С. 55–65.

Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Основные тенденции формирования флоры молодого таежного города (на примере г. Костомукши, Республика Карелия) // Биogeография Карелии: (Флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. С. 59–74. (Тр. Карел. НЦ РАН; Вып. 4).

Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2004. С. 82–93.

Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Кузнецов О.Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2000. 76 с.

Кравченко А.В., Кузнецов О.Л. Состояние и распространение в Карелии видов высших сосудистых растений, включенных в Красную книгу России // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1995. Вып. 2. С. 20–42.

Кравченко А.В., Кузнецов О.Л. Особенности биогеографических провинций Карелии на основе анализа флоры сосудистых растений // Тр. Карел. НЦ РАН. Сер. Б, Биogeография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 59–64.

Кравченко А.В., Утила П. Новые для Карелии виды сосудистых растений из коллекции Ботанического музея Хельсинкского университета (Финляндия) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 10. С. 91–94.

Крышень А.М. Сорные растения лесных питомников Карелии и борьба с ними. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1990. 46 с.

Крышень А.М. Сорная растительность лесных питомников Карелии (взаимоотношения сорных растений и их влияние на сеянцы *Pinus sylvestris* L.): Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 200 с.

Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3, Биология. 1994. Вып. 2. С. 40–48.

Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 2. Использование дисперсионного и корреляционного анализов

- для изучения взаимоотношений сорных растений // Там же. 1995а. Вып. 1. С. 97–99.
- Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 3. Условия стабильности // Там же. 1995б. Вып. 2. С. 42–46.
- Крышень А.М. Фитоценотические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 10. С. 45–52.
- Крышень А.М. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Там же. 1998. Т. 83, № 10. С. 133–142.
- Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Изв. РАН, Сер. биол. 2000, № 4. С. 437–443.
- Крышень А.М. Структура и динамика растительного сообщества веяниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 4. С. 48–62.
- Крышень А.М., Кивиниemi С.Н. Влияние сорных растений на приживаемость и рост сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Применение отходов ЦБП в лесных питомниках. Петрозаводск: Карел. НЦ АН СССР, 1990. С. 67–73.
- Кузьмин И.А., Стрелкова А.А. Лесовосстановление и формирование почвенного профиля на техногенных землях // Вопросы лесовосстановления и лесозащиты в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 71–78.
- Куксина Н.В., Уланова Н.Г. Изменение видового богатства в процессе зарастания сплошных вырубок ельников южной тайги Тверской области // Тез. VII Молодеж. конф. ботаников г. Санкт-Петербурга. СПб., 2000. С. 189.
- Куркин К.А. Фитоценоотипы и эколого-ценотические потенции луговых трав // Экология. 2002, № 1. С. 18–22.
- Куусела К. Динамика бореальных хвойных лесов. Хельсинки: SITRA. 1991. 210 с.
- Куусела К. Понятия и основы лесоустройства европейских северных хвойных лесов Финляндии и России. Хельсинки: Metsäteollisuus ry, 1998. 96 с.
- Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Науменко Н.И., Сенников А.Н. О богатстве локальной флоры заповедника “Кивач” и пределах широтного распространения видов в Заонежской Карелии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: НИИХ СПбГУ, 1998. С. 119–150.
- Кучеров И.Б., Милевская С.Н., Полозова Т.Г. Структура флоры заповедника “Кивач” в контексте сравнения локальных флор на широтном профиле Восточной Финноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: Достижения, проблемы, перспективы. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 63–83.
- Лаптева Е., Дымов А., Рязанов М. Трансформация подзолистых почв в процессе лесэксплуатации // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2003, № 9(71). С. 2–5.
- Ларин В.Б. Культуры ели и кедра сибирского на северо-востоке европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 224 с.

Ларин В.Б., Орлов Ф.Б., Смирнова Н.С. Состояние старейших на Севере культур ели // Возобновление и рост древесных пород на вырубках Европейского Севера. Архангельск, 1974. С. 15–18.

Ларин В.Б., Паутов Ю.А. Формирование хвойных молодняков на вырубках северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 144 с.

Лащинский Н.Н. Структура и динамика сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с.

Лесные ресурсы, лесное хозяйство и лесопромышленный комплекс Карелии на рубеже XXI в. / Ред. А.Д. Волков, В.И. Крутов, А.Ф. Козлов, А.И. Шишкин. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. 147 с.

Лехович В. Лесохозяйственные письма из северной окраины // Лесн. журн. 1891. № 5. С. 691–712.

Листов А.А. Боры беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 182 с.

Лукашов А.Д., Демидов И.Н. Условия формирования рельефа и четвертичных отложений Карелии в поздне- и послеледниковые как основа становления современной природной среды // Тр. Карел. НЦ РАН. Сер. Б, Биогеография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 3–11.

Львов П.Н., Ипатов Л.Ф. Лесная типология на географической основе. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1976. 195 с.

Львов П.Н., Панов А.А. Пути естественного облесения вырубок Севера. Архангельск: Архангел. кн. изд-во, 1960. 96 с.

Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Казан. ун-т, 1976. 157 с.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Взаимоотношения между популяциями злаков в луговых биогеоценозах // Общие проблемы биогеоценологии: 2-е Всесоюз. совещ., Москва, 11–13 ноября 1986 г. М., 1986. Т. 1. С. 142–143.

Манько Ю.И. Лесообразовательный процесс и классификация лесной растительности // Лесоведение. 2004, № 5. С. 3–9.

Марьин Е.М. К вопросу о лесоводственной оценке технологии лесоразработок при трелевке деревьев с кронами и вывозке по кольцевым дорогам // Восстановление и защита леса в Карельской АССР. Петрозаводск, 1961. С. 29–34. (Тр. Карел. фил. АН СССР; Вып. 25).

Маслаков Е.Л., Колесников Б.П. Классификация вырубков и естественное возобновление сосновых лесов среднетаежной подзоны равнинного Зауралья // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1968. Вып. 1. С. 246–279.

Маслов А.А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1646–1652.

Маслов А.А. Пространственно-временная динамика популяций растений: Новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники: Современные направления исследований в России: Методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 2001. С. 129–130.

Махонин А.С., Смолоногов Е.П. Генетическая классификация лесов северного макросклона Восточного Танну-Ола (Тувинская АССР) // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье.

Свердловск. 1976. С. 3–91. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. НЦ АН СССР; Вып. 101).

Медведева В.М., Егорова Н.В. Типы заболоченных и болотных сосняков Южной Карелии и их продуктивность // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1977. С. 44–58.

Медведева В.М., Корнилова Л.И., Вайнблат В.З. Основные типы заболоченных ельников Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука, 1980. С. 78–99.

Мелехов И.С. Изучение концентрированных рубок и возобновление леса в связи с ними в таежной зоне // Концентрированные рубки в лесах Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1954а. С. 5–47.

Мелехов И.С. Вопросы диагностики и классификации концентрированных вырубков // Там же. 1954б. С. 48–61.

Мелехов И.С. О теоретических основах типологии вырубков // Изв. вузов. Лесн. журн. № 1. 1958. С. 27–38.

Мелехов И.С. Основы типологии вырубков // Основы типологии вырубков и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959а. С. 5–23.

Мелехов И.С. Связь типов вырубков с типами леса // Ботан. журн. 1959б. Т. 44, № 3. С. 348–349.

Мелехов И.С. Рубки главного пользования. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 374 с.

Мелехов И.С. Биология, экология и география возобновления леса // Возобновление леса. М.: Колос, 1975. С. 4–22.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.

Мелехов И.С., Голдобина П.В. О природе луговиковых вырубков и их облесении // Концентрированные рубки в лесах Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 126–148.

Мелехов И.С., Корелина А.А. О кипрейных рубках и мероприятиях по возобновлению леса применительно к ним // Там же. 1954. С. 149–158.

Мелехов И.С., Корконосова Л.И., Чертовской В.Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубков. 2-е изд. М.: Наука, 1965. 180 с.

Мерзленко М.Д. Значение динамической типологии леса при создании лесокультур в зоне смешанных лесов // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат, 1989. С. 156–168.

Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. Теория и практика выращивания сосны и ели в культурах. Архангельск, 2002. 220 с.

Мина В.Н. Влияние осадков, стекающих по стволам деревьев на почву // Почвоведение. 1967, № 10.

Минаева Т.Ю., Уланова Н.Г. Динамика структуры ценопопуляций *Juncus effusus* (Juncaceae) в ходе лесовосстановительных смен // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 3. С. 411–418.

Минкевич Г.П., Грязькин А.В., Минкевич И.И. Возрастные изменения структурных элементов ельника черничника в подзоне южной тайги // Лесоведение. 2003, № 2. С. 24–31.

Миркин Б.М., Денисова А.В., Попова Т.В. Закономерности узора распределения *Trifolium montana* L. в некоторых луговых и степных фитоценозах // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 1. С. 93–98.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2000. 264 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Опыт применения метода главных компонент варьирования растительности // Экология. 1977, № 5. С. 29–37.

Миркин Б.М., Соломещ А.И., Журавлева С.Е. Растительность России в ареале синтаксономии Браун-Бланке: Развитие подхода и результаты // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 1. С. 5–21.

Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегий растений: Место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Там же. 1999. Т. 60, № 6. С. 581–595.

Миронов В.В. Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 232 с.

Митропольский А.К. Элементы математической статистики. Л.: ВЗЛТИ, 1969. 275 с.

Морозов Г.Ф. К вопросу о типах насаждений // Лесопром. вестн. 1903, № 21. С. 389–391; № 22. С. 405–407.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. СПб.: Типография градоначальника, 1912. 83 с.

Морозов Г.Ф. Лес как растительное сообщество. М.; Л.: Госиздат, 1927. 45 с.

Морозова Р.М. Изменение процессов почвообразования под влиянием концентрированных рубок леса // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. С. 55–73.

Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.

Морозова Р.М. Географические закономерности формирования почвенного покрова Карелии // Тр. Карел. НЦ РАН. Сер. Б, Биогеография Карелии. 2001. Вып. 2. С. 12–18.

Набатов Н.М. Динамика живого напочвенного покрова и его влияние на рост культур сосны // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 5. С. 669–677.

Набатов Н.М. Естественное возобновление сосны в связи с типами вырубок // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1972. С. 126–132.

Начальные стадии формирования биогеоценозов на техногенных землях Европейского Севера / Н.Г. Федорец, Г.В. Шильцова, Н.И. Германова и др. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1999. 74 с.

Непогодьева Т.С. Динамика зарастания обработанной почвы и сроки ухода за лесными культурами // Сборник работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1971. С. 69–78.

Нилов В.Н. О микроклимате веяниковых вырубок // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М.: Наука, 1967а. С. 125–130.

Нилов В.Н. Возобновление леса на вырубках еловых лесов южной подзоны тайги // Там же. 1967б. С. 185–197.

Ниценко А.А. К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 684–694.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Там же. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.

Ниценко А.А. О приемах выделения растительных ассоциаций по комплексу признаков // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 80–104.

Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 139 с.

Новая технология и механизмы для выращивания посадочного материала хвойных пород без перешколивания: Методические рекомендации / А.И. Соколов, А.М. Цыпук, Т.И. Кривенко, А.Э. Эгипти. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1995. 33 с.

Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии: Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1161–1174.

Норин Б.Н. Фитоценотическая структура лесных и тундровых фитохор Полярного Урала // Там же. 1995. Т. 80, № 10. С. 30–54.

Обыденников В.И. Естественное лесовозобновление в связи с типами вырубок на западных склонах Буреинского хребта // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1972. С. 118–125.

Обыденников В.И. Вейниковые вырубки таежной зоны СССР // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. М.: Моск. лесотехн. ин-т, 1976. С. 38–42.

Овчинников Н.Я. Леса Олонецко-Мурманского края // Производительные силы района Мурманской железной дороги. Петрозаводск: Типо-литография Мурманской ж.д., 1923. С. 102–123.

Огиевский В.В., Хиров А.А. Обследование и исследование лесных культур. Л., 1957. 51 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Определитель и схема типов леса Ленинградской области / В.Н. Федорчук, С.А. Дыренков, Г.Б. Мельницкая и др. Л.: ЛенНИИЛХ, 1978. 50 с.

Орлов Ф.Б. К вопросу о влиянии травянистой растительности на возобновление сосны. Архангельск, 1949. (Тр. Арханг. лесотехн. ин-та; Т. 13).

Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области: Высшие растения. СПб., 1993. 262 с. (Тр. СПбОЕ; Т. 77, вып. 3).

Орфанитский Ю.А. О почвенных условиях кипрейно-паловых вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 146–159.

Орфанитский Ю.А., Орфанитская В.Г., Куницина И.В. О почвенных условиях луговиковых вырубок // Там же. 1959. С. 116–129.

Остапенко Б.Ф., Пастернак П.С. Лесозокологическая типология, ее принципы и задачи // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 15–20.

Павлов В.Н., Онопченко В.Г., Аксенова А.А. и др. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: Экспериментальный подход // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 95, № 5. С. 453–476.

Паршевников А.Л. К характеристике биологического круговорота азота и зольных элементов на кипрейной вырубке // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 178–186.

Паршевников А.Л. К характеристике почвенных условий на сплошных вырубках в таежной зоне Европейского Севера // Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1972. С. 93–103.

Патракин А.В. К образованию вейниковых вырубок в Вологодской области // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 187–195.

Паутов Ю.А., Ильчуков С.В. Пространственная структура производных насаждений на сплошных концентрированных вырубках в Республике Коми // Лесоведение. 2001, № 2. С. 27–32.

Пачоский И.К. Основы фитоценологии. Херсон, 1921. 346 с.

Перевозникова В.Д. Динамика зарастания вырубок сосновых лесов Среднего Приангарья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1996. 22 с.

Перевозникова В.Д. Эколого-ценотические особенности кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.) на вырубках сосновых лесов // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: РИЦ КрасГУ, 1998. Вып. 6. С. 77–82.

Пигарев Ф.Т., Непогодьева Т.С., Ещеркина Л.Ф. Лесные культуры в связи с типами вырубок на Севере // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М.: Наука, 1967. С. 205–235.

Писаренко А.И., Мерзленко М.Л. Создание искусственных лесов. М.: Агропромиздат, 1990. 270 с.

Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев: АН УССР, 1955. 456 с.

Попов Л.В., Синькевич М.С., Шубин В.И. Посев леса на вырубках. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1961. 110 с.

Правила рубок главного пользования в лесах Республики Карелия / Сост. В.В. Федоров, К.К. Демин, А.А. Иванчиков. Петрозаводск, 1995. 37 с.

Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 219–241.

Пятецкий Г.Е. Водный режим почв сплошных концентрированных вырубок Южной Карелии и методы его регулирования // Восстановление и защита леса в Карельской АССР. Петрозаводск, 1961. С. 43–58. (Тр. Карел. фил. АН СССР; Вып. 25).

Пятецкий Г.Е., Морозова Р.М. Изменение физических и химических свойств лесных почв Южной Карелии в связи с вырубкой леса // Лесные почвы Карелии и изменение их под влиянием лесохозяйствен-

ных мероприятий. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1962. С. 71–92. (Тр. Карел. фил. АН СССР; Вып. 34).

Работнов Т.А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 67–76.

Работнов Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения “стратегий жизни” видов растений // Там же. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

Работнов Т.А. О ценоотических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 7. С. 67–72.

Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1998. 239 с.

Разнообразие биоты Карелии: Условия формирования, сообщества, виды / Ред. А.Н. Громцев, С.П. Китаев, В.И. Крутов и др. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. 262 с.

Разумовский С.Н. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биогеоценоотических процессов. М.: Наука, 1981. С. 47–62.

Раменская М.Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1958. 490 с.

Раменская М.Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.

Раменская М.Л. К типологии лесных ландшафтов Карелии // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. С. 5–21.

Раменская М.Л. Особенности лесного покрова основных ландшафтов Карелии // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 282–285.

Раменская М.Л. Физико-географические условия и лесные ландшафты // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 4–35.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Раменская М.Л., Андреева В.Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 432 с.

Раменская М.Л., Шубин В.И. Природное районирование в связи с вопросами лесовосстановления // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 180–198.

Раменский Л.Г. Избранные работы: Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Родин А.Р. Культуры ели на вырубках. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 168 с.

Ронконен Н.И. Вырубки и естественное лесовосстановление на них // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 36–65.

Росков Ю.Р. О направлениях эволюции и основных таксономических подразделениях в группе *Trifolium s.l.* (Fabaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 36–43.

Рудковская О.А. Особенности формирования растительности жилых районов г. Петрозаводска // Биogeография Карелии: (Флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. С. 52–58. (Тр. Карел. НЦ РАН; Вып. 4).

Рутковский В.И. Типы лесов Кемского края КАССР // Тр. Ин-та по изучению леса. Л.: 1933. Т. 1. С. 1–98.

Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.

Рысин Л.П. Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. 217 с.

Рысин Л.П. Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 11–14.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 208 с.

Сабан Я.А. Классификация вырубок Карпат // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск: Архангел. ин-т леса и лесохимии, 1976. С. 48–54.

Санников С.Н. Типы вырубок, динамика живого напочвенного покрова и его роль в последующем возобновлении сосны в Припышминских борах зеленомошниках // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1968. Вып. 1. С. 280–301.

Санников С.Н. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1970. С. 175–198. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР; Вып. 67).

Серебrenников П.П. Типы насаждений Вершинской лесной дачи // Лесн. журн. 1904. № 1. С. 69–93.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Сидорова О.В. Формирование растительности сплошных вырубок Верхнетоемского района Архангельской области // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докл. десятой молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2003. С. 200–202.

Синькевич М.С., Шубин В.И. Искусственное восстановление леса на вырубках Европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1969. 180 с.

Скляр Г.А., Шарова А.С., Анисеева В.А., Чертовской В.Г. Возобновление леса на концентрированных вырубках средней подзоны тайги // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М.: Наука, 1967. С. 147–184.

Смагин В.Н. Принципы лесорастительного районирования и классификации типов леса // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 44–51.

Смолоногов Е.П. Материалы к характеристике микроклиматических условий на концентрированных вырубках // Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1960. С. 25–39. (Тр. Института биологии Урал. фил. АН СССР; Вып. 16).

Смоляницкая Л.Б. Биологическое обоснование режима уходов за лесными культурами в связи с технологией их производства и зарастанием травяной растительностью // Восстановление леса на северо-западе РСФСР. Л., 1978. С. 35–42.

Соколов А.И. Создание культур на нераскорчеванных вырубках. Методические рекомендации. Петрозаводск: Карел. НЦ АН СССР, 1990. 37 с.

Соколов А.И., Крышень А.М. Рекомендации по контактной обработке нежелательной растительности гербицидами в лесных питомниках и культурах. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1997. 17 с.

Соколов С.Я. Типы леса Шуерецко-Сорокской дачи Сорокского лесничества // Лесоведение и лесоводство: Сб. лесн. о-ва в Ленинграде. Л., 1926. С. 63–82. (Журн. “Лесное хозяйство. Лесопромышленность и топливо”; № 8, приложение).

Соколовский В. Типологический очерк лесов Архангельской губернии по данным разных исследователей и личным наблюдениям // Лесн. журн. 1908, № 8.

Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности / М.И. Виликайнен, С.С. Зябченко, А.А. Иванчиков и др. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. 256 с.

Сочава В.Б. Районирования природные: комплексные и геоботанические // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1979. С. 3–7.

Стальская П.В. О взаимоотношениях луговика извилистого с его спутниками на луговиковых вырубках разных лет // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 110–115.

Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Сельхозгиздат, 1931. 328 с.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.

Сукачев В.Н. Терминология основных понятий фитоценологии // Сов. ботаника. 1935, № 5. С. 11–21.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 418 с.

Творогова А.С. О микрофлоре верхних горизонтов почвы луговиковых и кипрейно-паловых вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии АН СССР, 1959. С. 166–177.

Тимофеев В.П. Значение елового подроста при возобновлении вырубок // Лесн. хоз-во и лесозэксплуатация, 1936. № 1. С. 46–47.

Тимофеева В.В., Кравченко А.В., Каштанов М.В., Рудковская О.А. Формирование, видовой состав и своеобразие флоры малых городов Южной Карелии // Биogeография Карелии: (Флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2003. С. 40–51. (Тр. Карел. НЦ РАН; Вып. 4).

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Титов Ю.В., Шереметьев С.Н. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 6. С. 40–51.

Ткаченко М.Е. Концентрированные рубки. Л.: Сельхозгиздат, 1931а.

Ткаченко М.Е. Очистка лесосек. 2-е изд. М.; Л., 1931б. 112 с.

- Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1952. 600 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Трасс Х.Х. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.
- Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. гос-та, 1988. 128 с.
- Уайльд С.А. О влиянии сорной растительности на прирост лесных насаждений // Лесоведение. 1969, № 1. С. 43–52.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Уланова Н.Г. Вейник тростниковидный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ: Аргус, 1995. Вып. 11. С. 72–90.
- Уланова Н.Г., Тощева Г.П. Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 4. С. 73–84.
- Ульянова Т.Н., Иванов И.А., Малькова Е.А. Сорнополевые растения южных районов Карельской АССР // Науч.-техн. бюл. ВИР. 1987. Вып. 176. С. 58–64.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 251–254.
- Уранов А.А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука, 1968. С. 183–208.
- Усков С.П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.
- Федец И.Ф. Тип лесорастительных условий: Понятие, объем таксона // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 24–26.
- Федорец Н.Г. Почвенные условия вырубок Карелии последнего десятилетия // Вопросы лесовосстановления и лесозащиты в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–13.
- Федорец Н.Г., Морозова Р.М., Синькевич С.М., Загуральская Л.М. Оценка продуктивности лесных почв. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2000. 194 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 463 с.
- Федорчук В.Н. Признаки биогеоценозов и качество типологической классификации лесов // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 65–69.
- Флора Восточной Европы. Т. 9 / Отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 456 с.
- Харин В.Н. Факторный анализ: (Подход с использованием ЭВМ): Методическое пособие. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1992. 191 с.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская обл.). СПб.: СПб. хим.-фармацевт. акад., 2000. 722 с.
- Цветков В.Ф. Классификация вырубок и потенциал формирования насаждений в ельнике черничном // Изв. вузов. Лесн. журн. 1997, № 5. С. 30–36.

Цветков В.Ф. О биогеоценотическом спектре сосняков черничных свежих средней подзоны тайги // Там же. 2002а. № 5. С. 7–15.

Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: Архангел. гос. техн. ун-т, 2002б. 380 с.

Цветков В.Ф. Лесной биогеоценоз. Архангельск, 2004. 267 с.

Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, А.А. Жукова, А.С. Комарова, О.В. Смирнова. М.: Наука, 1988. 183 с.

Цинзерлинг Ю.Д. Геоботаническое районирование Ленинградской области и Карельской АССР и дальнейшие задачи изучения их растительного покрова // Материалы Ленинградской чрезвычайной сессии Академии наук СССР, 25–30 XI 1931 г. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. С. 7–12.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: АН СССР, 1934. 377 с. (Тр. Геоморфол. ин-та; Вып. 4).

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 991 с.

Чертовской В.Г. Долгомошные вырубки. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с..

Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 176 с.

Чертовской В.Г., Аникеева В.А. Основные типы вырубок на Европейском Севере // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск, 1976. С. 62–71.

Чертовской В.Г., Артемьев А.И., Семенов Б.А., Паршевников А.Л. Классификационные типологические схемы притундровых, северо- и среднетаежных лесов Европейского Севера (Архангельская, Вологодская области и Коми АССР). Архангельск, 1976. 37 с.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Шубин В.И., Данилевич В.М. Микрофлора почв основных типов вырубок Южной Карелии // Плодородие почв Карелии. М.; Л.: Наука, 1965. С. 159–168.

Шугалей Л.С., Семечкина М.Г., Яшихин Г.И., Дмитриенко В.К. Моделирование развития искусственных лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1984. 152 с.

Шутов И.В. Химизация – важный фактор интенсификации работ по лесовыращиванию // Лесн. хоз-во. 1986. № 11. С. 39–41.

Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в растительных сообществах / И.Н. Рахтеенко, Б.И. Якушев, Б.С. Мартинович и др. Минск: Наука и техника, 1968. 180 с.

Экосистемы ландшафтов северо-запада средней тайги (структура, динамика) / А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др. Петрозаводск, 1990. 284 с

Экосистемы ландшафтов северо-запада северной тайги (структура, динамика) / А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1995. 194 с.

Юрковская Т.К. Схема болотного районирования Северной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 177–193.

Юрковская Т.К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300–345.

Юрковская Т.К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 1993. С. 8–36.

Юрковская Т.К., Паянская-Гвоздева И.И. Широтная дифференциация растительности вдоль Российско-Финляндской границы // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 12. С. 72–98.

Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 47–66.

Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Там же. 1987. С. 242–266.

Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1959. 190 с.

Ястребов А.Б., Лычаная Н.Б. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 5. С. 78–92.

Ahti T., Hamet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in Northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5, N 3. 169–211.

Austin M.P. Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling // Ecol. Modelling. 2002. Vol. 157. P. 101–118.

Bella I.E. A new competition model for individual trees // Forest Sci. 1971. Vol. 17, N 3. P. 364–372.

Brand T., Parker V.T. Scale and general laws of vegetation dynamics // Oikos. 1995. Vol. 73, N 3. P. 375–380.

Breeman N. van, Finzi A.C., Canham C.D. Canopy tree-soil interactions within temperate forest: Effects of soil elemental composition and texture on species distribution // Canad. J. Forest Res. 1997. Vol. 27, N 11. P. 1110–1116.

Cain M.D. Woody and herbaceous competition effects on the growth of naturally regenerated loblolly and shortleaf pines through 11 years. // New-forest. Dordrecht, 1997. Vol. 14, N 2. P. 107–125.

Chiarucci A. Species diversity in plant communities on ultramafic soils in relation to pine afforestation // J. Vegetation Sci. 1996. Vol. 7, N 1. P. 57–62.

Clements F.E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. Vol. 24. P. 252–284.

Connell J.H., Slatyer K.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111, N 982. P. 1119–1144.

Crawley M.J., May R.M. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials // J. Theor. Biol. 1987. Vol. 125, N 4. P. 475–489.

Damgaard C. Plant competition experiments: Testing hypothesis and estimating the probability of coexistence // *Ecology*. 1998. Vol. 79, N 5. P. 1760–1767.

Diamond J.M. Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, 1975. P. 324–444.

Dynesius M., Carlborg E., Duerden A.-S., Nilsson C. Long-term effects of clear-cutting on boreal macrolichens, liverworts and vascular plants // *Biodiversity in managed forests – concepts and solutions: Abstracts, Sweden*, 1997. Uppsala, 1997. P. 88–89.

Dyrness C.T. Early stages of plant succession following logging and burning in the Western Cascades of Oregon // *Ecology*. 1973. Vol. 54, N 1. P. 57–69.

Dzwonko Z., Loster S. Dynamics of species richness and composition in a limestone grassland restored after tree cutting // *J. Vegetation Sci.* 1998. Vol. 9, N 3. P. 387–394.

Gaudet C.L., Keddy P.A. A comparative approach to predicting ability from plant traits // *Nature*. 1998. Vol. 334, N 6179. P. 242–243.

Hamet-Ahti L. The boreal zone and its biotic subdivision // *Fennia*. 1981. Vol. 159, N 1. P. 69–75.

Harper J.L. Population biology of plants. L.; N.Y.; San Francisco, 1977. 892 p.

Hooper D.U. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // *Ecology*. 1998. Vol. 79, N 2. P. 704–719.

Jalonen J., Vahna-Majamaa I. Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in southern Finland // *Forest Ecol. and Manag.* 2001. Vol. 146. P. 25–34.

Jalas J. Die zonale und regionale Gliederung der fennoscandischen Vegetation // *Rev. roum. biol. Ser. bot.* 1965. Vol. 10, N 1/2. P. 109–113.

Johnson J.E., Lindow S.G., Rogers R. Light soil and seedling characteristics associated with varying levels of competition in a red pine plantation // *New-forest*. Dordrecht, 1998. Vol. 15, N 1. P. 23–36.

Keddy P.A., Shipley B. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities // *Oikos*. 1989. Vol. 54, N 2. P. 234–241.

Kirby K.J. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites // *Forestry*. 1988. Vol. 61, N 4. P. 317–338.

Landhausser S.M., Lieffers V.J. Competition between *Calamagrostis canadensis* and *Epilobium angustifolium* under different soil temperature and nutrient regimes // *Canad. J. Forest Res.* 1994. Vol. 24. P. 2244–2250.

Maarel E., Noest V., Palmer M.W. Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? // *J. Vegetation Sci.* 1995. Vol. 6. P. 741–752.

Mela A.J., Cajander A.K. Suomen kasvito. Helsinki, 1906. X, 68, 764 s.

Messier C., Parent S., Bergeron Y. Effects of overstory and understory vegetation on the understory environment in mixed boreal forest // *J. Vegetation Sci.* 1998. Vol. 9, N 4. P. 511–520.

Miller T.E. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community // *Amer. Natur.* 1994. Vol. 143. P. 1075–1085.

Minchin P.R. Simulation of multidimensional community patterns: towards a comprehensive model // *Vegetatio*. 1987. Vol. 71. P. 145–156.

Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability // *Conserv. Biol.* 1998. Vol. 12. P. 39–45.

Opie J.E. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area // *Forest Sci.* 1968. Vol. 14, N 3. P. 314–323.

Pacala S.W., Tilman D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments // *Amer. Natur.* 1994. Vol. 143, N 2. P. 222–257.

Piirainen M. Wartime studies on the flora in the Porajarvi–Paatene Area, Russian Karelia by the late Jorma Soveri // *Norrlinia.* 1994. Vol. 5. P. 1–90.

Prach K., Pysek P. How do species dominating in succession differ from other? // *J. Vegetation Sci.* 1999. Vol. 10, N 3. P. 383–392.

Prescott C.E., Weetman G.F., Baker J.E. Causes and amelioration of nutrient deficiencies in cutovers of cedar-hemlock forests in coastal British Columbia // *Forest Chron.* 1996. Vol. 72, N 3. P. 293–302.

Red data book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Retkeilykasvio. Helsinki: Luonnontieteellinen keskusmuseo: Kasvimuseo, 1998. 656 s.

Schoonmaker P., McKee A. Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the Western Cascade Mountains of Oregon // *Forests Sci.* 1988. Vol. 34, N 4. P. 960–979.

Silvertown J. Plant coexistence and the niche // *Trends Ecol. and Evol.* 2004. Vol. 19, N 11. P. 605–611.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. 2 ed. San Francisco, 1981. 859 p.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton (N.J.), 1982. 296 p.

Tilman D., Downing J.A. Biodiversity and stability in grasslands // *Nature.* 1994. Vol. 367. P. 363–365.

Tilman D., Wedin D., Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems // *Ibid.* 1996. Vol. 379. P. 718–720.

Tonteri T. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors // *Ann. zool. fennici.* 1994. Vol. 31. P. 53–60.

Ulanova N.G. Plant age stages during succession in woodland clearings in Central Russia // *Proc. of IAVS symp.* Uppsala, 2000. P. 80–83.

Van der Maarel E. Vegetation dynamics: Patterns in time and space // *Vegetatio.* 1998. Vol. 77, N 1/3. P. 7–19.

Van der Maarel E., Sykes M.T. Rates of small-scale species mobility in alvar limestone grassland // *J. Vegetation Sci.* 1997. Vol. 8. P. 199–208.

Walker J., Sharpe P.J.H., Penridge L.K., Wu H. Ecological field theory: The concept and field tests // *Vegetatio.* 1989. Vol. 83. P. 81–95.

Weither E., Clarke G.D.P., Keddy P.A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species // *Oikos.* 1998. Vol. 81, N 2. P. 309–322.

Westover K.M., Kennedy A.C., Kelley S.E. Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with co-occurring plant species // *J. Ecol.* 1997. Vol. 85, N 6. P. 863–873.

White P.S. Pattern, process and natural disturbance in vegetation // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45. P. 229–299.

Wilson J.B., Gitay H., Steel J.B., King W.McG. Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale // *J. Vegetation Sci.* 1998. Vol. 9, N 2. C. 213–220.

Wu H., Sharpe P.J.H., Walker J., Penridge L.K. Ecological field theory: A spatial analysis of resource interference among plants // *Ecol. Modelling.* 1985. Vol. 29. P. 215–243.

Zobel M., Suurkask M., Rosen E., Partel M. The dynamics of species richness in an experimentally calcareous grassland // *J. Vegetation Sci.* 1996. Vol. 7, N 2. P. 203–210.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
 Глава 1	
Краткий очерк истории ботанических и лесоводственных исследований на территории Карелии	5
 Глава 2	
Физико-географические условия, растительность и ботанико-географическое районирование Карелии	10
2.1. Климат	10
2.2. Геология и рельеф	11
2.3. Гидрография.....	13
2.4. Почвы.....	14
2.5. Растительность	16
2.5.1. Леса	16
2.5.2. Болота.....	17
2.5.3. Луга	18
2.5.4. Водная растительность	19
2.5.5. Растительность скал и осыпей.....	19
2.5.6. Экстразональная растительность.....	20
2.5.7. Синантропная растительность.....	20
2.6. Ботанико-географическое районирование территории	21
 Глава 3	
Объекты и методы исследований	33
3.1. Объекты долговременных наблюдений.....	33
3.2. Методы исследований	57
3.3. Номенклатура	62
 Глава 4	
Ценофлора вырубок Карелии	63
4.1. Аннотированный список видов сосудистых растений вырубок Карелии.....	63
4.2. Анализ ценофлоры вырубок Карелии	97
4.2.1. Распространение видов сосудистых растений на вырубках Карелии	97

4.2.2. Жизненные формы	99
4.2.3. Таксономический (семейственно-видовой) анализ аборигенной фракции.....	100
4.2.4. Анализ географической структуры аборигенной фракции ценофлоры вырубок Карелии	101
4.2.5. Анализ эколого-ценотической структуры аборигенной фракции ценофлоры вырубок Карелии	102
4.2.6. Анализ синантропного комплекса ценофлоры вырубок Карелии	109
4.3. Закономерности формирования ценофлор вырубок на уровне локальных флор.....	110
Глава 5	
Структура растительных сообществ вейниковых вырубок.....	115
5.1. Структура растительного сообщества (основные понятия)	115
5.2. Видовое разнообразие растительных сообществ вейниковых вырубок.....	122
5.3. Взаимоотношения доминантов растительных сообществ вырубок и их влияние на рост саженцев ели.....	139
5.3.1. Взаимоотношения доминантов растительного покрова на вейниковой вырубке	139
5.3.2. Влияние доминантов растительных сообществ вейниковых вырубок на рост саженцев ели	148
5.4. Формирование структуры растительных сообществ вейниковых вырубок.....	153
5.4.1. Результаты математического анализа описаний (выработка рабочих гипотез).....	156
5.4.2. Изменение структуры напочвенного покрова за 10 лет наблюдений на постоянных пробных площадях	162
Глава 6	
Классификация растительных сообществ вырубок.....	174
6.1. Классификации лесных сообществ таежной зоны.....	175
6.2. Классификация вырубок Карелии	195
6.2.1. Пространственная дифференциация растительных сообществ вырубок	197
6.2.2. Временная дифференциация растительных сообществ вырубок	201
6.2.3. Классификация растительных сообществ вырубок Карелии	204
Вырубки сосняков лишайниковых	210
Вырубки сосняков зеленомошных	212
Вырубки ельников зеленомошных.....	220
Вырубки ельников неморальнотравных.....	229
Заключение.....	232
Литература	238

Научное издание

Крышень Александр Михайлович

**РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА
ВЫРУБОК КАРЕЛИИ**

*Утверждено к печати
Ученым советом Института леса
Карельского научного центра
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Е.Ю. Федорова*

Художник *Ю.А. Духовская*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *В.В. Лебедева*

Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Подписано к печати 08.11.2006

Формат 60 × 90^{1/16}. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 16,5 + 0,5 вкл. Усл.кр.-отт. 19,0. Уч.-изд.л. 17,5

Тираж 620 экз. (РФФИ – 400 экз.). Тип. зак. 3701

Издательство “Наука”

117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru

www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов

в ГУП “Типография “Наука”

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12



Фото 1. Четырехлетняя вырубка коренного сосняка брусничного – (P.s.–V.v.-i.): *Avenella flexuosa*, социация *Chamaenerion angustifolium*. Подзол иллювиально-железистый супесчаный на морене. Подзона северной тайги. Куйтинско-Выгозерский геоботанический округ, Выгозерский ландшафтный район



Фото 2. Семилетняя выруб-
ка 200-летнего сосняка чер-
ничного – (P.s.–V.m.): *Calluna*
vulgaris, социация: *Empetrum*
nigrum – [Cladonia]. Склон
южной экспозиции. Подзол
языковатый иллювиально-
железистый супесчаный на
силикатной каменной мо-
рене с примесью элювия ко-
ренных пород. Подзона се-
верной тайги, Куйтинско-
Выгозерский геоботаниче-
ский округ, Выгозерский
ландшафтный район

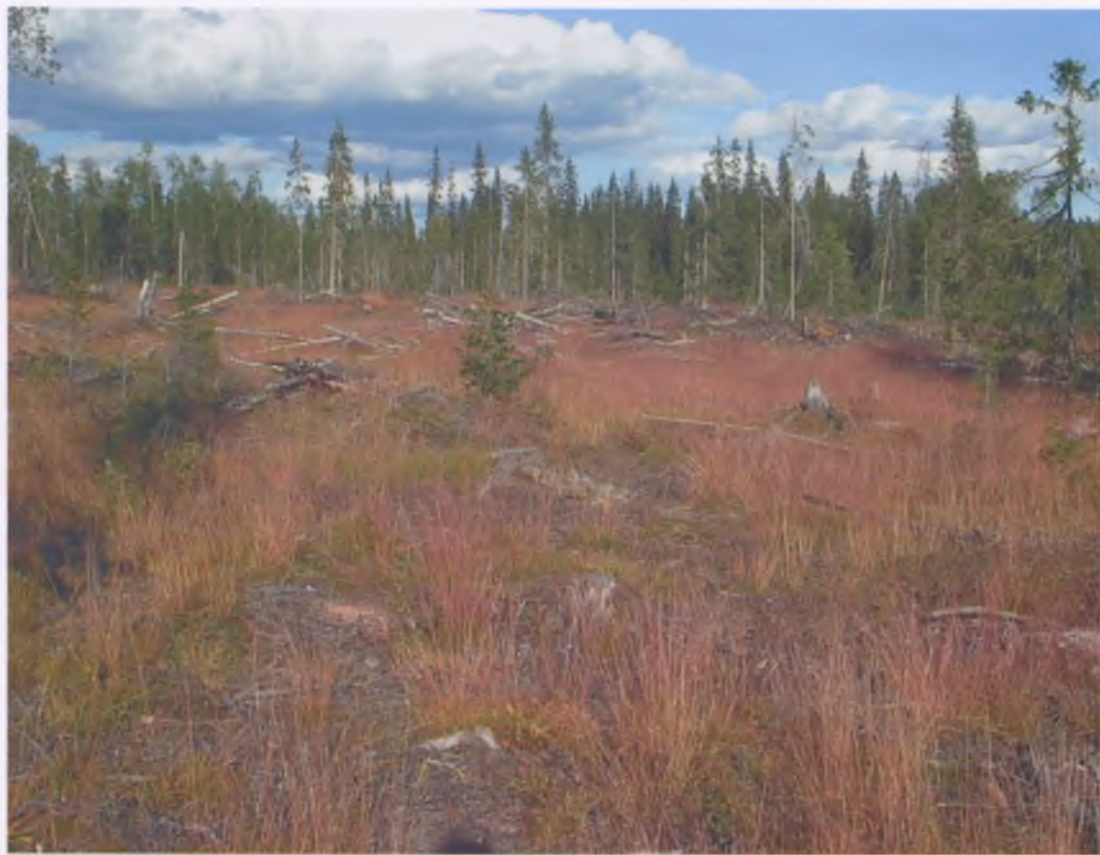


Фото 3. Четырехлетняя вы-
рубка коренного ельника
черничного – (Р.а.–V.м.):
Avenella flexuosa, социация
Avenella flexuosa. Подзол ил-
лювиально-железистый пес-
чаный на морене. Подзона
северной тайги, Северо-за-
падный горный Карельский
геоботанический округ,
Кандалакшский ландшафт-
ный район



Фото 4. Двухлетняя выруб-
ка 80-летнего ельника чер-
ничного – (P.a.–V.m.): Cala-
magrostis arundinacea, социа-
ция Calamagrostis arundinacea.
Подзона средней тайги, Се-
верный Прионежский геобо-
танический округ, Шелто-
зерский ландшафтный рай-
он. Склон северо-западной
экспозиции



Фото 5. Двухлетняя выруб-
ка 80-летнего ельника чер-
ничного – (Р.а.–V.m.); *Calamagrostis arundinacea*. У ле-
совозной дороги, как прави-
ло, формируется сообщест-
во, отличающееся по соста-
ву и обилию видов от цент-
ральной части вырубки (см.
фото 4)



Фото 6. Трехлетняя вырубка 100-летнего ельника кисличного – (Р.а.–Ох.а.): *Juncus filiformis* – *Polytrichum commune*, социация *Juncus filiformis* + *Avenella flexuosa* – *Polytrichum commune*. Подзол суглинистый на суглинистой морене. Подзона средней тайги, Северный Прионежский геоботанический округ, Шелтозерский ландшафтный район



Фото 7. Трехлетняя вырубка 100-летнего ельника неморально-травного (Р.а.–А.р.): *Calamagrostis arundinacea*, ассоциация *Aegopodium podagraria* – *Calamagrostis arundinacea*. Вторично-дерновая суглинистая почва на суглинистой морене. Подзона средней тайги, Северный Прионежский геоботанический округ, Шелтозерский ландшафтный район



Фото 8. Панорама двухлетней вырубki ельника черничного площадью около 1 га в Шелтозерском ландшафтном районе Северного Прионежского геоботанического округа. Чередование небольших повышений и понижений мезорельефа в сочетании с антропогенным влиянием (места свалки порубочных остатков, погрузочная площадка, колеи) и влиянием бывшего древостоя (пни разных пород) сформировали сообщество с доминированием на разных участках веjников (*Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*, *C. phragmitoides*), луговика извилистого (*Avenella flexuosa*), ситников (*Juncus effusus*, *J. filiformis*), осок (*Carex, canescens*, *C. globularis*, *C. pallescens*), иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*), малины (*Rubus idaeus*), ивы филиколистной (*Salix phylicifolia*)